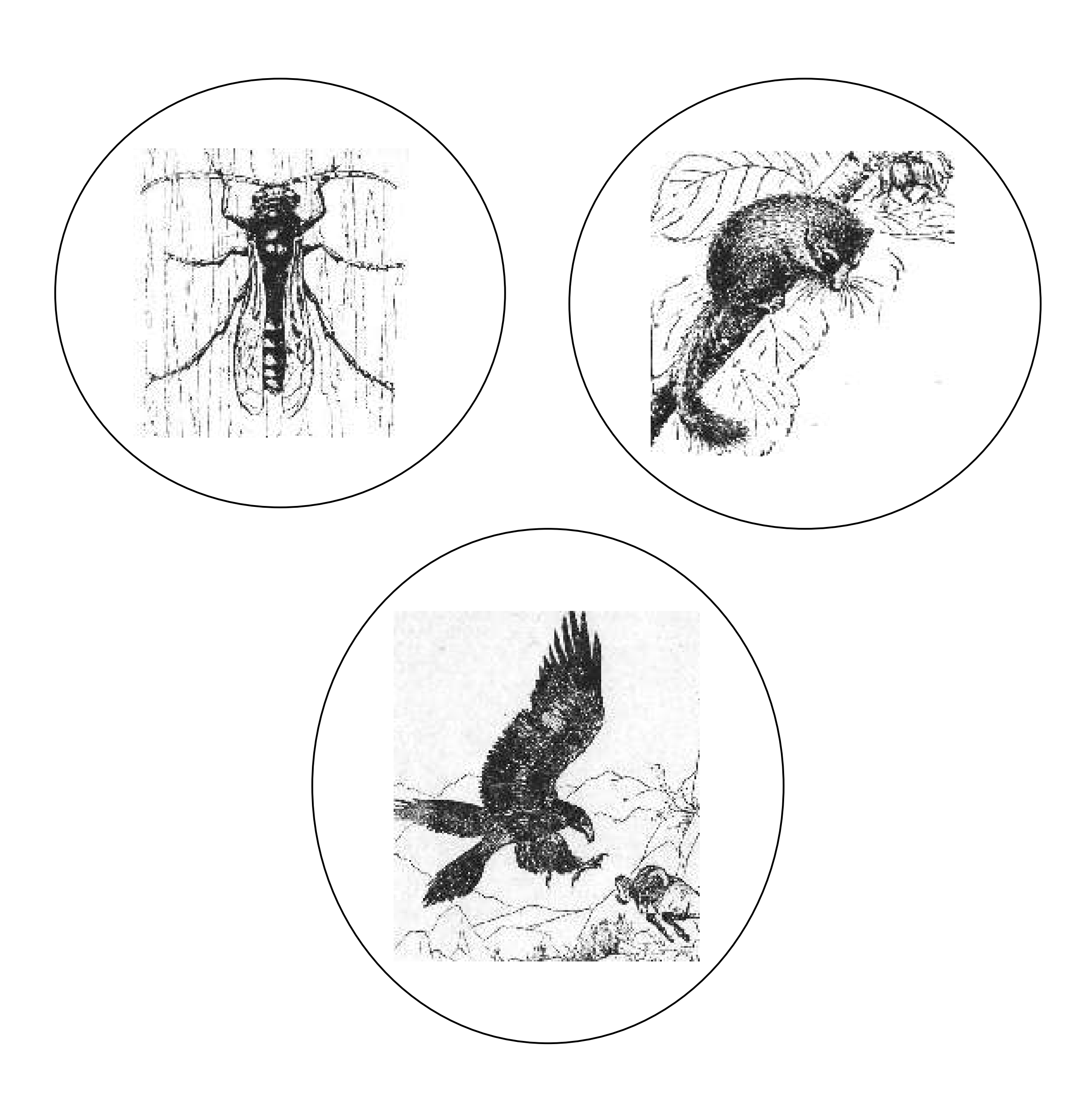
С.В. Теребова
Л.В. Лапшин

ОСНОВЫ ЭТОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Учебное пособие



Уссурийск,
2016

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации

Федеральное государственное образовательное учреждение
высшего образования
«Приморская государственная сельскохозяйственная академия»
Институт животноводства и ветеринарной медицины

С.В. Теребова
Л.В. Лапшин

ОСНОВЫ ЭТОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Учебное пособие

для студентов специальности 36.05.01 «Ветеринария» очной и очно-заочной (вечерней) формы обучения

Уссурийск, 2016

УДК 591.5.
ББК 28.673
Т 35

Рецензенты: кандидат сельскохозяйственных наук, профессор кафедры частной зоотехнии и переработки продукции животноводства ФГОУ ВО «Приморская государственная сельскохозяйственная академия» В.А. Амелина; доктор биологических наук, профессор, академик МААО, В.А. Рябуха (ДальЗНИВИ).

Теребова С.В., Лапшин Л.В.
Т 35 Основы этологии животных / С.В. Теребова, Л.В. Лапшин. – 2-е изд., перераб. и доп. - ФГОУ ВО ПГСХА. – Уссурийск, 2016. – 285 с.

Учебное пособие содержит шесть разделов, раскрывающих цель и задачи этологии, её тесную взаимосвязь с физиологией, а также врожденные и приобретенные формы поведения животных и механизмы, лежащие в их основе. Знание основ этологии объясняет поведение домашних и диких животных. Познание поведения животных имеет практическое значение для успешного ведения животноводческой отрасли сельского хозяйства, решения проблемы защиты окружающей среды, сохранения диких животных в условиях промышленной колонизации мест их обитания.

Учебное пособие предназначено для студентов специальности «Ветеринария», других биологических специальностей ВУЗов.

СОДЕРЖАНИЕ:

В В Е Д Е Н И Е

Этология – наука о поведении животных. В настоящее время это самостоятельная наука, зародившаяся в середине XX века на стыке таких биологических наук, как зоология, физиология и зоопсихология. Она изучает всё многообразие поведенческих реакций живых существ, начиная от амёбы и заканчивая приматами с применением классических и современных методов исследования, фото- и видеоаппаратуры, спутникового наблюдения. Ученые-этологи выявили основные формы и закономерности поведения животных; физиологи изучили нервные механизмы деятельности головного мозга, обеспечивающие поведение животных; зоологи собрали многочисленные материалы, характеризующие поведение многих видов животных планеты. Но не всё ещё окончательно изучено. Выяснилось, что этология – прикладная наука. Применение в практике животноводства результатов научных исследований поведения сельскохозяйственных животных позволяет значительно повысить их продуктивность в связи с более целесообразным, экономичным содержанием, кормлением и разведением.

В сельскохозяйственных ВУЗах этология изучается как раздел физиологии. При изучении этологии необходимо создать у студентов целостное восприятие всех её основ за достаточно короткий период времени, поэтому цель данного учебного пособия – помочь им в этом. Авторы, опираясь на данные литературы, постарались доступно, дополняя примерами, раскрыть основные разделы этологии.

1. Этология как наука; ее цель и задачи, связь с другими областями знаний

Этология (от греч. ethos – привычка, нрав, характер, поведение; logos – учение) – наука о биологических закономерностях поведения животных.

Термин «этология» ввели в биологии в середине XIX века, чтобы назвать научное направление, изучавшее взаимоотношения живых существ друг с другом и окружающей средой. Окончательно термин утвердили в научном мире в середине XX века для международного обозначения новой дисциплины. Основоположниками этологии стали К. Лоренц (1910-1986) и Н. Тинберген (1907-1988), которые за совместные научные исследования поведения животных в 1973 году были удостоены Нобелевской премии.

Зарождение, появление и становление этологии состоялось благодаря исследованиям таких ученых, как Ф. Кювье (1773-1837), Ч. Дарвин (1809-1882), Ж.-А. Фабр (1823-1915), К.Л. Морган (1852-1936), И.П. Павлов (1849-1936), Э. Торндайк (1874-1949), А.Н. Северцов (1866-1936), А.Н. Леонтьев (1903-1979), Л.В. Крушинский (1911-1984), К.Э. Фабри (1923-1990), Д. Мак-Фарленд, А.Ф. Фрейзер, Д.М. Брум и многие другие (Гороховская Е.А., 2001; Иванов А.А., 2007).

Краткая историческая справка (Голиков А.Н., Базанова Н.У., Кожебеков З.К. и др., 1991; Скопичев В.Г., Эйсымонт Т.А., Алексеев Н.П. и др., 2004). Одним из родоначальников этологии считают Ч. Дарвина, опубликовавшего труд «Выражение эмоций у животных и человека» (1882), в котором он утверждал, что человек и животные обладают весьма сходными чувствами, инстинктами и эмоциями.

Значительным этапом в науке о поведении было появление в конце XIX века нового направления — *бихевиоризма* (от английского слова «behavior» — поведение). Основоположник бихевиоризма американский

психолог Э. Торндайк изучал поведение цыплят, кошек, собак, обезьян объективным методом. Животное помещали в ящик, и оно могло выйти из него к пище или на свободу, выучившись открывать дверцу. Э. Торндайк обратил внимание на связь между стимулом и реакцией как основу поведения животных. Его последователи усложнили эти эксперименты, использовав лабиринтные методики. Был накоплен большой и интересный материал относительно скорости обучения различных животных, длительности сохранения навыков и т. д. Однако бихевиористы, проводя эксперименты, не обращали внимания на самое главное — на мозговые процессы, возникающие в результате действия стимула, вследствие которых и развивается ответная деятельность организма.

Иной подход к изучению психических явлений связан с направлением, получившим название *гештальтпсихологии.* Один из его основоположников Р. Келлер (1887—1967) изучал поведение шимпанзе в условиях, в которых они могли научиться применять «орудия» (палки и т. д.), чтобы достать пищу, находившуюся в клетке или подвешенную к потолку. Анализируя опыты, он пришел к выводу, что шимпанзе обладают разумной деятельностью типа человеческой. С точки зрения гештальтистов, психике изначально присуще свойство образовывать образы (гештальты). Но, хотя они и критиковали бихевиористов за механицизм, сами также не пытались связать свои представления с конкретными процессами мозговой деятельности, как это сделал И. П. Павлов.

И. П. Павлов и его последователи изучали физиологические механизмы, лежащие в основе высшей нервной деятельности,— условные рефлексы. Но вместе с тем они признавали огромную важность полного изучения всех нервных реакций организма, лежащих в основе адаптивного поведения животных. Наши знания о врожденных, генетических, безусловных рефлексах (инстинктах) очень малы. Павлов считал, что инстинкты лежат в основе формирования индивидуального приобретенного поведения. Но любой акт поведения является и реакцией на внешние

раздражения. Следовательно, все поведенческие реакции формируются при участии генетических факторов и под влиянием внешней среды.

Начиная с конца XIX в. ученые стали исследовать общее поведение животных, как врожденное, так и приобретенное. Первая работа была проведена и опубликована в 1894 г. Л. Морганом, наблюдавшим за поведением своей собаки. Обобщенные результаты своих исследований он опубликовал в книге «Привычка и инстинкт», вышедшей в русском переводе в 1899 г.

В 20—30-х годах XX в. сложилась так называемая *объективистская школа,* которая основное внимание уделяла наблюдению в естественных условиях, вне стен лаборатории. Выдающиеся ее представители — К. Лоренц, Н. Тинберген, К. Фриш изучали инстинктивное поведение животных и его развитие в онто- и филогенезе. Их считают основоположниками этологии.

Существенный вклад в науку о поведении животных внесли советские ученые. Элементарной рассудочной деятельности животных посвящены работы Л. В. Крушинского, поведению птиц — А. Н. Промптова; особенности поведения млекопитающих, обусловленных запаховыми сигналами (феромонами), изучались под руководством В. Е. Соколова; широко известны работы А. Д. Слонима, исследовавшего поведенческие реакции животных в различных условиях существования; Л. М. Баскин изучал вопросы поведения копытных; проводится много других исследований.

Исторически сложилось так, что мы больше знаем о поведении диких животных, чем домашних. Этология домашних животных развивалась неравномерно в соответствии с потребностями общества. Достаточно хорошо изучено поведение собак, кошек и значительно хуже, как ни странно, сельскохозяйственных животных — лошадей, крупного и мелкого рогатого скота, свиней. Пока сельскохозяйственные животные содержались небольшими группами и в условиях индивидуального ухода, не было необходимости в глубоких научных разработках их поведения. Человек на

основании своего личного и исторического опыта прекрасно понимал, как удовлетворить биологические потребности животных.

Интенсивное развитие этологии сельскохозяйственных животных началось с появлением промышленного животноводства и птицеводства. Резкие изменения условий кормления и содержания в промышленных комплексах (высокая концентрация животных, скученность, искусственное освещение, технологический шум, частые перегруппировки и др.) привели к значительному снижению адаптационных возможностей животных, нарушению генетически закрепленных форм поведения, падению продуктивности и воспроизводительных способностей, резистентности и появлению массовых болезней. В последние десятилетия сформирован банк данных о высшей нервной деятельности сельскохозяйственных животных (А. Д. Синещеков, А. А. Кудрявцев, Э. П. Кокорина, Л. К. Эрнст и др.).

Предмет изучения этологии - поведение животных. **Поведение** – внешние проявления жизнедеятельности живого организма. Поведение включает в себя любой вид активности, проявляемый индивидом в ответ на изменения окружающей среды или необходимый для обеспечения каких-либо внутренних потребностей.

Цель этологии: познание поведенческих актов и их физиологических механизмов.

Задачи этологии:

1) изучить многообразие форм взаимодействия животного с окружающей средой;
2) изучить физиологию нервных механизмов деятельности мозга, обеспечивающих поведение животного;
3) изучить влияние гормонов на различные формы поведения;
4) изучить адаптационное поведение животных под воздействием различных факторов среды;
5) изучить социальное поведение животных;

6) прикладное использование научных исследований в животноводстве и птицеводстве, в конном спорте, селекции и др.

В процессе дальнейшего развития этологии как науки, в ней появились направления, занимающиеся более глубоким изучением определенных форм поведения (рис. 1).



Рис. 1. Разделы этологии.

Характеристика прикладного направления этологии – научного раздела «благополучие животных» (Иванов А.А., 2007).

Прикладное направление этологии – новая самостоятельная научная дисциплина **«благополучие животных»**, преподается на протяжении последних 30-40 лет в крупнейших университетах и колледжах развитых

стран будущим биологам, зоотехникам и ветеринарным врачам. Термин «благополучие животных» является дословным переводом с английского «animal welfare». В Великобритании, Германии, Дании, Скандинавии, США, Австралии, Новой Зеландии и других странах созданы самостоятельные институты, факультеты, колледжи и кафедры, которые занимаются научными разработками в этой области и преподаванием студентам дисциплины «благополучие животных».

Краткая историческая справка. На формирование этой области человеческих знаний в самостоятельную науку ушло не менее 400 лет. Общепризнано, что раньше других озадачились проблемой защиты животных и достигли наибольшего прогресса, как в части теории, так и применения теории на практике, англичане. Вероятно, они первыми пришли к мысли (и оформили эти мысли законодательно) о моральной ответственности владельца животных и необходимости учитывать интересы и права животных. Английские переселенцы на территории современного штата Массачусетс (колония Массачусетса) еще в 1641 г. приняли закон, по которому (ст. 92) «никто не имеет права осуществлять тиранию или жестокость по отношению к животным, окружающим человека».

В 1822 г. парламент Великобритании принял закон, запрещающий жестокое обращение с лошадьми и крупным рогатым скотом, а в 1911 г. специальный закон «Акт защиты животных». Закон предусматривал наказание как за причинение физических страданий животным, так и за психическое издевательство (устрашение, преднамеренный испуг).

Закон 1911 г. подвергался критике за нечеткость отдельных формулировок и возможность неоднозначного их трактования. Тем не менее, именно этот закон оказал сильнейшее воздействие на общественное сознание населения страны и поменял его коренным образом в пользу животных. Этот закон создал условия, в которых жестокое обращение с животными не только морально осуждалось в обществе, но и становилось экономически нецелесообразным.

В США в 1828 г. парламентом штата Нью-Йорк был принят закон, предусматривающий уголовное наказание за жестокое обращение с животными (Garner R., 1998). В настоящее время в большинстве штатов США приняты и используются в судебной практике законы, по которым человек может быть привлечен к уголовной и административной ответственности за жестокое обращение и ненадлежащее содержание животных.

Законы, защищающие животных, близкие по содержанию английскому закону 1911 г., приняты в Швейцарии, Германии, Франции, Нидерландах, Швеции, Норвегии. Английское законодательство настолько авторитетно, что законы Великобритании используются Советом Европы в качестве основы для разработки регламентирующих документов защиты животных и правил их использования в сельском хозяйстве. Свод рекомендаций по обеспечению благополучия продуктивных животных был принят парламентом Великобритании в составе «Сельскохозяйственного акта 1968 г.». Этот акт дополнялся в последующие годы новыми статьями и положениями.

В 1976 г. в Страсбурге была принята «Европейская конвенция по защите продуктивных животных». Разделы этих документов, относящиеся к благополучию животных, были положены в основу отдельного документа, получившего название «Инструкции по соблюдению благополучия продуктивных животных 2000». Последний документ послужил базой при подготовке Советом Европы рекомендаций по ведению животноводства для всех стран, являющихся членами Евросоюза. Статьи «Инструкций» регламентируют все аспекты животноводства (условия содержания, кормления, эксплуатации, лечения и профилактики, транспортировки, убоя животных и др.), выдвигая в качестве приоритетных задач обеспечение благополучия животных на фермах.

Современные производители продукции животноводства обязаны обеспечить на своих предприятиях соблюдение **«Правил пяти свобод»**:

1. *Свобода от голода и жажды.* Животные на любой ферме должны иметь постоянный доступ к воде и корму для поддержания хорошего самочувствия и здоровья.

2. *Свобода от дискомфорта*. Животные должны находиться в среде, которая предполагает наличие убежища от неблагоприятных природно-климатических факторов и места комфортного отдыха.

3. *Свобода от телесных повреждений, боли и болезней*. Система содержания животных должна включать механизмы срочной диагностики и лечения животных.

4. *Свобода для проявления нормального поведения*. Эту свободу гарантирует достаточное пространство, разнообразие среды и возможность контактировать со своими соплеменниками.

5. *Свобода от страха и стрессовых потрясений*. Условия содержания животных должны исключать психический дискомфорт и страдания животных.

Животноводы, которые приняли к исполнению эти правила, в своей практической деятельности придерживаются принципов:

- ответственного и научно обоснованного отношения к планированию производства,
- квалифицированного и заботливого обращения с животными,
- использования научно проработанных технологических систем,
- гуманной транспортировки и убоя животных.

Конвенцию Евросоюза ратифицировали не все страны-члены объединенной Европы; безоговорочно ее приняли наиболее индустриально развитые страны Европы, располагающиеся на севере континента, — Великобритания, Швеция, Бельгия, Дания, Швейцария, Германия, Франция и др. Сильное противодействие принятию Конвенции оказывают бизнес-круги в странах юга Европы, где доля аграрного сектора в национальной экономике составляет значительную часть. Ратификация Конвенции неизбежно приводит к росту себестоимости продукции животноводства в связи с

дополнительными финансовыми затратами и, соответственно, к снижению ее конкурентоспособности на внешнем рынке. В странах европейского юга в аграрном секторе занято до 30% населения. Поэтому переход на щадящие технологии в животноводстве будет означать снижение жизненного уровня значительной части населения в этих странах.

В Дании «Акт о защите животных» был принят в 1950 г. Он фактически ставил вне закона применение клеточных технологий в птицеводстве. В результате производство яиц в клеточных батареях было перенесено в пограничные районы Германии, где в то время запрета на клеточное содержание птицы еще не было. В Германии закон, регламентирующий применение традиционных технологий в животноводстве, был принят в 1972 г. В 2002 г. в Конституции Германии появилась статья о правах и защите животных.

Принятие Европейской Конвенции имеет серьезные экономические последствия и по силам далеко не всем странам Евросоюза. Однако Европарламент поставил задачу во всех странах-членах ЕС к 2012 г. перевести производство куриных яиц на щадящие технологии, соответствующие современным требованиям по благополучию животных и отказаться от традиционных клеточных батарей (Директива 1999/74ЕС).

Защита животных в России. В СССР первый законодательный акт в защиту прав животных был введен в 1977 г. – приказ министра здравоохранения СССР, запрещающий проводить эксперименты на животных без обезболивания. Затем 23.09.1980 г. было принято постановление СМ РСФСР № 449 «Об упорядочении содержания собак и кошек в городах и других населенных пунктах РСФСР», в котором был предусмотрен безвозвратный отлов бездомных животных. В 1994 году Правительством г. Москвы были утверждены «Временные правила содержания собак и кошек в г. Москве» и «Временное положение по отлову и содержанию безнадзорных собак и кошек в г. Москве» - постановление № 101 от 08.02.1994. Согласно правилам, любое животное является

собственностью владельца и, как всякая собственность, охраняется законом. За жестокое обращение с животным или за выброшенное на улицу животное владелец несет административную ответственность в установленном законом порядке, если его действия не могут быть расценены как злостное хулиганство и не подлежат уголовному наказанию. Правила содержания животных в г. Москве были дополнены Законом г. Москвы от 21.11.2007 г. № 45, глава 5 – административные правонарушения в области обращения с животными.

В настоящее время в России жестокое обращение с животными признается преступлением, квалифицируемым **статьей 245 действующего Уголовного кодекса РФ**, в том случае, если оно повлекло за собой их гибель или увечье с условием «если это деяние совершено из хулиганских побуждений, или из корыстных побуждений, или с применением садистских методов, или в присутствии малолетних». Комментарий к этой статье УК уточняет, что под жестоким обращением понимается «избиение животного, использование для ненаучных опытов, причинение при научных опытах неоправданных страданий, мучительный способ умерщвления животного, использования животных в разного рода схватках, когда животные натравливаются друг на друга и в результате получают увечья или гибнут», а также «охота негуманными способами с применением калечащих орудий и средств». Статья 245 УК РФ применима по отношению к действиям, направленным как на домашних, так и на диких животных. Жестокое обращение с паразитами, насекомыми – молью, осами, клопами, тараканами, комарами, клещами, грызунами – мышами полевками и крысами, обитающими в жилых домах или на хлебокомбинатах, не являются деянием, подпадающим под статью 245 УК РФ.

Жестокое обращение с домашними животными, не приводящее к их гибели или увечьям, является предметом **статьи 241 Гражданского кодекса РФ** (ГК РФ от 30.11.1994 г.) «Выкуп домашних животных при ненадлежащем обращении с ними», в соответствии с которой «в случаях, когда собственник

домашних животных обращается с ними в явном противоречии с установленными на основании закона правилами и принятыми в обществе нормами гуманного отношения к животным, эти животные могут быть изъяты у собственника путем их выкупа лицом, предъявившим соответствующее требование в суд».

Предложенная законодательная база в России не работает, т.к. она практически не используется судами. Причиной сложившегося положения служит то, что домашнее животное по нашему законодательству приравнивается к собственности. Поэтому хозяин собаки, кошки, коровы или курицы-несушки распоряжается принадлежащим ему животным, равно как и прочей собственностью - так, как считает нужным. В РФ нет ограничений на содержание собак бойцовских пород, ядовитых змей или крокодилов.

В России действуют два федеральных закона «О животном мире» и «О санитарно-эпидемиологическом благополучии населения». Однако ни один из них не защищает животных, к примеру, от использования в качестве притравки на охотничьих станциях, от отлова беременных самок, отсутствует запрет жестоких способов умерщвления животных, а также нормы, регулирующие отлов безнадзорных животных. К слову необходимо отметить, что 18 марта 2009 года в России был запрещен промысел детенышей тюленя возрастом до одного года – бельков, которых убивали на первой-второй неделе жизни с целью получения меха.

Федеральный закон № 52-ФЗ от 24.04.1995 г. «О животном мире» регулирует отношения в области охраны и использования животного мира, а также в сфере сохранения и восстановления среды его обитания в целях обеспечения биологического разнообразия, устойчивого использования всех его компонентов, создания условий для устойчивого существования животного мира, сохранение генетического фонда диких животных и иной защиты животного мира как неотъемлемого элемента природной среды.

Животный мир в пределах территории Российской Федерации является государственной собственностью.

Федеральный закон № 52-ФЗ от 30.03.1999 «О санитарно-эпидемиологическом благополучии населения» направлен на обеспечение санитарно-эпидемиологического благополучия населения как одного из основных условий реализации конституционных прав граждан на охрану здоровья и благополучную окружающую среду.

В Санкт-Петербурге с 15.01.1998 г. действуют «Ветеринарно-санитарные правила содержания домашних животных», которые разработаны в соответствии с Законом РФ «О ветеринарии», санитарными и ветеринарными правилами Российской Федерации. Согласно правилам, владельцы животных обязаны представить животных для регистрации в соответствующие органы, где животным присваивается идентификационный номер и производится вакцинация против бешенства и по другим эпизоотическим показаниям. На собак, кошек и лошадей, прошедших регистрацию, выдается ветеринарный паспорт, они подлежат ежегодной перерегистрации. Владельцы обязаны предоставлять своим животным необходимое количество пищи и воды, выгуливать в соответствии с потребностями вида и породы, соблюдать зоогигиенические правила содержания, обеспечить такое поведение животных, которое бы не причиняло беспокойства и не представляло опасности для окружающих. Все безнадзорные животные в Санкт-Петербурге подлежат отлову и передаче под наблюдение специалистов Госветнадзора с соблюдением требований ГК РФ об обращении с безнадзорными животными.

Подобные правила содержания собак и кошек действуют в таких городах, как Кемерово, Томск, Тюмень, Саратов и другие. Это связано с тем, что отсутствует общероссийский федеральный закон о содержании собак в черте города, а также в стране нет культуры воспитания домашних животных. Проект закона «О порядке содержания и использования

домашних животных и ответственности их владельцев» депутата Государственной Думы Л.Б. Нарусовой, внесенный на рассмотрение еще в 1998 году, был отклонен в 2001, и с тех пор регуляция содержания домашних животных на федеральном уровне никак не решалась. В законопроекте, в частности, имелся пункт о том, что «в целях обеспечения общественной безопасности и здоровья населения, охраны собственности, сохранения ценного генофонда домашних животных и нормализации санитарно-эпидемиологической обстановки на территории Российской Федерации не допускается приобретение и содержание собак по перечню пород, утвержденному Правительством Российской Федерации, а также собак с повышенной агрессивностью гражданами, не прошедшими специальной подготовки по их содержанию и использованию и не имеющими подтверждающих документов» (http://www.allpravo.ru). Давно назрела необходимость в подобном законе, т.к. известно немало трагических случаев нападения домашних и бездомных собак на взрослых людей и детей. Также невозможно регламентировать количество проживающих в городской квартире животных – гражданин РФ имеет право заводить столько животных, сколько ему хочется, вне зависимости от того, может ли он обеспечить условия их содержания.

Давно назрела проблема бездомных собак и кошек. Президент АНО «Центра правовой зоозащиты» Евгений Ильинский (http://www.animalsprotectiontribune.ru) считает, что это экономическая проблема перепроизводства домашних животных, и решаться она должна экономическими механизмами, т.е. необходимо ввести налогообложение владельцев животных на разведение и содержание нестерилизованных питомцев. Например, в США в большинстве штатов действуют законы о контроле за рождаемостью животных. В соответствии с ними владельцы собак обязаны либо стерилизовать их, либо приобрести специальное (платное) разрешение на содержание собаки в неизменном виде, а также разрешение на спаривание. Политика выдачи разрешений активно

поддерживается организациями защитников животных, т.к. является одним из главных способов предупреждения появления бродячих собак. Владелец стерилизованной собаки или кошки платит вполовину меньше налог за ее содержание.

Под влиянием зоорадикальных кругов в 2001-2002 годах в г. Москве были приняты постановления правительства Москвы № 403-РЗП от 19.07.2001 г. и № 819-ПП от 01.10.2002 г., согласно которым на всей территории Москвы запрещен безвозвратный отлов бездомных собак с целью регулирования их численности. Вместо этого принята городская программа стерилизации бездомных собак с их возвращением обратно на улицы. Таким образом, была поддержана идеология биоцентризма, которая состоит в том, чтобы дать полную свободу животным, и чтобы человек устранился от регулирования численности животных, т.е. чтобы они «сами себя» регулировали. В результате действия такого непродуманного постановления произошло распространение бешенства в Москве, истребление бездомными собаками дикой фауны, а также бездомных кошек, и, как следствие, всплеск размножения крыс из-за большого количества пищи, оставляемой на улицах отзывчивыми гражданами специально для бездомных собак. К примеру, в Европе бездомных собак отлавливают, и дальнейшая их судьба решается в государственных приютах, из которых животные распределяются частным лицам или благотворительным организациям. Животных, которых не удается распределить, государственные приюты не содержат пожизненно, а безболезненно усыпляют. Если не прибегать к этой вынужденной мере, то приюты быстро переполнятся и не смогут принимать новых животных.

В последние годы в мире все больше сторонников находит мнение, что решение вопросов защиты животных является показателем цивилизованности общества. Научно-технический прогресс, ориентированный на покорение природы, привел к тому, что среда обитания человека изменилась не в лучшую сторону. За последние 200 лет на Земле

исчезло такое количество видов растений и животных, уничтожить которое было не по силам всей предыдущей истории человеческого развития. Пришло понимание, что оптимальной средой обитания человека является такая среда, в которой представлено гармоничное растительно-животное сообщество. Между отдельными видами растений и животными существуют сложные связи. Уничтожение одного или нескольких видов приводит к необратимым экологическим изменениям, которые могут иметь драматические последствия не только для дикой природы, но и для самого человека, частью которой он является. Стало очевидным, что человек получил разум не для покорения (уничтожения) природы, а для ее сохранения и, в случае необходимости, ее восстановления.

Таким образом, в настоящее время можно утверждать, что раздел этологии «благополучие животных» определился как самостоятельная наука. Благополучием животных занимаются специализированные научные учреждения и подразделения высших учебных заведений. В мировом научном сообществе сформировались научные школы, международные научные общества, издаются специализированные научные журналы, сборники, учебники и проводятся международные и региональные научные конференции по проблемам благополучия животных, т.е. благополучие животных имеет все признаки самостоятельной научной дисциплины, которая, однако, еще находится в процессе своего развития. Благополучие животных как наука близка к этологии и часто применяет методы исследований, первоначально разработанные с целью изучения поведения животных.

Связь этологии с другими областями знаний.

Этология тесно связана с рядом областей знания - зоологией, генетикой, эволюционным учением, биологией, физиологией, психологией, экологией, биохимией, физикой.

Огромный банк данных о поведении диких животных был собран именно зоологами. В недрах зоологии зародилась зоопсихология – наука о психической деятельности живых существ, включающая исследование инстинкта, привычек, памяти, разумных способностей, мышления и обучения. Любая форма поведения диктуется внутренними потребностями животного организма. Последние являются следствием сложных биохимических и физиологических процессов, которые контролируются нервной системой и гуморально (посредством гормонов и биологически активных веществ). Совокупность сложных форм деятельности нервной системы была названа И.П. Павловым «высшей нервной деятельностью». Высшая нервная деятельность человека и животных представляет собой неразрывное единство безусловных рефлексов - инстинктов, заложенных генетически, и условных рефлексов, приобретенных индивидуумом в течении жизни. Следовательно, все поведенческие реакции формируются при участии генетических факторов и под влиянием внешней среды (экологии). Исследованию разнообразных поведенческих актов помогают специальные приборы – фото-, видеокамеры, различные датчики и т.д.

В свою очередь, биологические закономерности поведения разных видов животных необходимо учитывать при их содержании, кормлении и разведении; в процессе дрессировки; при оказании ветеринарной помощи; при транспортировке животных и др. На данных этологических исследований основана наука *зоогигиена*, определяющая нормы и требования к строительству животноводческих помещений, условий содержания животных и птицы (микроклимат, гигиена воды и поения, кормов и кормления и др.).

Как отмечает А.А. Иванов (2007), многие ошибки, возникающие при строительстве помещений для животных, объясняются пренебрежительным отношением инженеров к рекомендациям этологии. Конфликты среди свиней на откорме, среди кур-несушек при клеточном содержании на птицефабриках, лактирующих коров, служебных собак, лошадей в конюшне

или животных в условиях зоопарка имеют экономические последствия, поскольку отражаются на продуктивности и работоспособности животных, а также на их внешнем виде. Они возникают, когда животные в группе не подобраны по типу ВНД, возрасту или полу или не обеспечены достаточным пространством для отдыха. Сокращение фронта кормления (незнание особенностей группового поведения) также наносит экономический ущерб.

Прикладная этология имеет и более прямые связи с *экономикой.* Экономисты планируют и рассчитывают потребность животноводческого хозяйства в кормах, расходных материалах, энергоресурсах, транспорте. Незнание пищевого поведения, температурных предпочтений животных, видовых особенностей локомоций может привести к нерациональным затратам (перерасход кормов, недокорм животных, гибель молодняка при содержании в холодном помещении, травмы при перевозке в неправильно оборудованной технике).

Таким образом, этология базируется на данных естественных наук, имеет прикладное значение при работе с различными видами животных, в том числе и в животноводстве.

Методы исследований, используемые в этологии.

Этология тесно связана с физиологией, и поэтому методы физиологических исследований применяются при изучении поведения животных. Классическими считаются *эксперимент* и *наблюдение*.

Д. Мак-Фарленд (1988) отмечает, что поведение животных можно изучать в естественных условиях и в лаборатории. В естественных условиях животное свободно демонстрирует весь комплекс поведенческих реакций, которые первоначально были открыты путем наблюдений. Традиционный подход – прямые визуальные наблюдения – в последние годы дополняются непрямыми методами, основанными на использовании технических достижений (цифровая техника, обеспечивающая бесшумную фото-, видеосъемку и звукозапись). Естественное поведение животных можно

изучать и посредством экспериментов, включающих определенные изменения среды обитания животного.

В лаборатории исследователь в значительной степени контролирует среду, в которой находится животное, и поэтому может тщательно планировать эксперименты для проверки конкретных гипотез, объясняющих различные стороны поведения животных. Этот подход особенно важен при изучении сенсорных способностей и научения у животных.

На рис. 2 представлена классификация методов исследований поведения животных, используемых в настоящее время этологами.

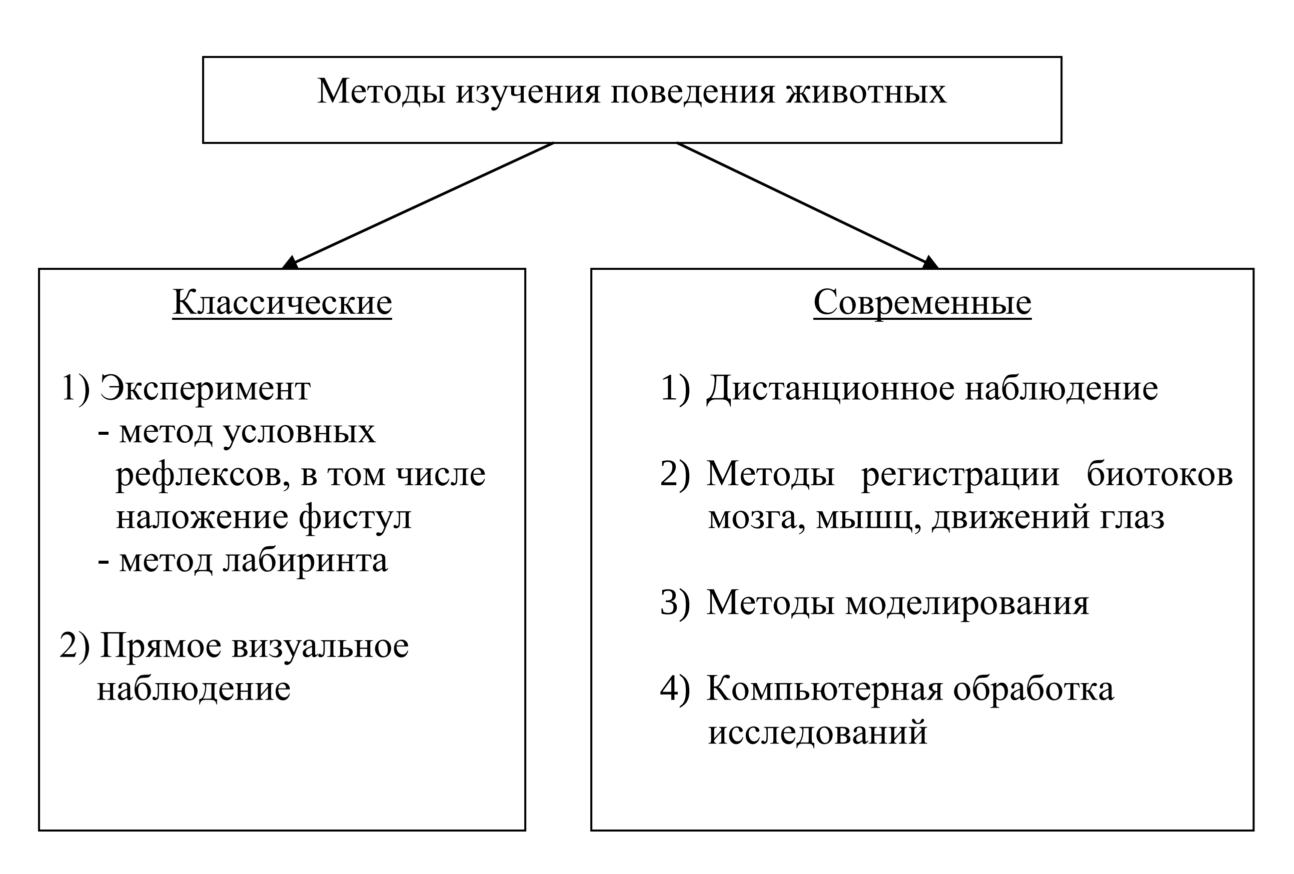


Рис. 2. Классификация методов исследований в этологии.

Эксперимент является основой научных исследований. При изучении пищевого поведения часто используют фистульную методику, разработанную И.П. Павловым. И.П. Павлов и его сотрудники при помощи хирургических приемов на предварительно подготовленных здоровых животных (преимущественно на собаках) разработали методики

выведения протока пищеварительных желез (слюнных, поджелудочной и др.), получения искусственного отверстия (фистулы) пищевода, кишечника. Оперированные животные после выздоровления долгое время служили объектами для изучения функции органов пищеварения. И.П. Павлов этот метод назвал методом хронических опытов. В настоящее время фистульная методика в значительной мере усовершенствована и широко применяется для изучения пищеварительных и обменных процессов у сельскохозяйственных животных (Голиков А.Н. и др., 1991).

Метод выработки условных рефлексов часто применяется в дрессировке разных животных и птиц (попугаев). Процесс дрессировки – это воздействие дрессировщика на поведение животного с целью изменения его в нужном направлении, выработка определенных навыков и привычек, необходимых для управления поведением животного или использованием его при выполнении определенной работы. С физиологической точки зрения дрессировка – это выработка стойких условных рефлексов путем воздействия звуковых, механических, пищевых, зрительных, обонятельных внешних раздражителей.

Наблюдение – регистрация различных поведенческих реакций с помощью тривиальных (описание) и современных средств (кино-, фото-, видеосъемка). Дистанционное наблюдение (биорадиотелеметрический метод) – использование специальных датчиков (радиоошейники, кольца, клипсы, чипы и др.), регистрирующих местонахождение, пути миграции, различные физиологические показатели животных. Используется спутниковая навигация для отслеживания перемещений животных, птиц, промысловых рыб. Цифровая техника слежения облегчает работу наблюдателя, исключая его присутствие при изучении поведения диких животных. Современные технические средства, компьютерная обработка полученных данных облегчают труд и обеспечивают объективную оценку поведения животных.

Методы регистрации биотоков мозга, мышц, движений глаз (Иванов А.А., 2007). Большие возможности для понимания психики животных

предоставляет метод регистрации биотоков мозга. *Электроэнцефалография* и стереотаксическая техника позволяют регистрировать электрические ответы различных нервных структур на фоне конкретного поведенческого акта путем наложения электродов на череп животного. С другой стороны, *электростимуляция* определенных зон мозга дает возможность выяснить, какие формы поведения регулируются из этих нервных структур. *Магнитоэнцефалография* регистрирует неконтактным способом магнитные поля головного мозга.

Психические процессы исследуют и методом *компьютерной томографии.* Этот метод позволяет визуализировать особенности строения мозга с помощью компьютера и рентгеновских лучей. Этот метод эффективен при изучении развития психики в процессе онтогенеза и филогенеза. Еще более широкие возможности для изучения психики животных предлагает метод *ядерно-магнитного резонанса* (ЯМР). Метод визуализирует строение мозга при жизни животного. ЯМР-томограф позволяет вести наблюдения за структурами мозга, которые не визуализируются никакими другими методами.

Позитронно-эмиссионная томография (ПЭТ) оценивает метаболическую активность разных структур мозга. Принцип метода заключается в том, что при повышении активности какой-то мозговой структуры в ней усиливается потребление глюкозы. При введении в кровь производной глюкозы (2-дезоксиглюкозы) с радиоактивным изотопом C^{11}, O^{15} или другим радиоактивным атомом радиоактивная метка накапливается в той части мозга, которая находится в состоянии повышенной функциональной активности. В отличие от обыкновенной глюкозы, ее производная 2-дезоксиглюкоза не используется клетками мозга и не окисляется, а лишь концентрируется в очаге возбуждения.

Важную для понимания поведения животных информацию получают и методом *регистрации кожно-гальванической реакции.* Метод предполагает регистрацию двух параметров кожи — ее сопротивление и разность

потенциалов в двух удаленных друг от друга точках. И тот, и другой параметры изменяются при физических и психических нагрузках.

Метод *электромиографии* (ЭМГ) предполагает запись электрической активности мышц. Метод весьма полезен при изучении поведения животных, поскольку любое поведенческое проявление базируется на мышечных сокращениях.

Электроокулография — метод регистрации биотоков, происхождение которых связано с движением глаз. Между роговицей глаза, которая имеет положительный заряд, и сетчаткой существует электрический потенциал, величина которого изменяется при движениях глазного яблока. Поскольку любой поведенческий стереотип начинается с ориентировочной реакции с оценкой обстановки при помощи зрения, то электроокулограмма фактически является графическим отображением поведения животного.

Нервная регуляция поведения связана с гуморальными механизмами. Моделирование *гормонального состояния* (методом экстирпации желез внутренней секреции или за счет фармакологических нагрузок) дает возможность изучать мотивационные механизмы поведения. Транквилизаторы, нейролептики и миорелаксанты применяются для снижения стрессового состояния животных, их агрессивности, коррекции проблемного поведения.

Таким образом, современная этология использует широкий набор методических приемов и технических средств и постоянно по мере развития научно-технического прогресса ими обогащается, не отказываясь в то же время от классических этологических методов исследований.

Вопросы для самоконтроля:

1. Дайте определение термину «этология».

2. Когда этология стала самостоятельной биологической наукой?
3. Что такое бихевиоризм?
4. Что такое гештальтпсихология?
5. Роль И.П. Павлова в становлении этологии.
6. Кого считают основоположником этологии?
7. Что является предметом изучения этологии?
8. Цель и задачи этологии.
9. Назовите разделы этологии и дайте их краткую характеристику.
10. Что изучает прикладное направление этологии, так называемое «благополучие животных»?
11. Назовите «правила пяти свобод», которые обязаны соблюдать европейские производители продукции животноводства.
12. Какова законодательная основа защиты животных в Европе; США; России?
13. Можно ли в настоящее время утверждать, что раздел этологии «благополучие животных» определился в самостоятельную науку? Ответ обоснуйте.
14. С какими областями знаний связана этология?
15. Какие методы исследований используются в этологии? Дайте их краткую характеристику.

2. Формы поведения и механизмы, лежащие в их основе

Биологические формы поведения складываются из многочисленных одиночных – унитарных - действий. Понятия «биологическая форма поведения» и «унитарная реакция» предложил в 1960 г. Л.В. Крушинский. Как отмечают Скопичев В.Г. и др. (2004), унитарные реакции – это простые единицы поведения, т.е. одиночные безусловные или условные рефлекторные акты, которые складываются в более сложные поведенческие акты. Например, прием корма коровой складывается из таких унитарных реакций, как выбор пучка сена, взятие его губами, захват зубами, жевание, глотание и т.д.

Поведение животных формируется и проявляется в зависимости от состояния внутренней среды организма, внешних воздействий и постоянно изменяется. В одних случаях это помогает приспособиться к меняющимся условиям обитания, а в других может носить негативный характер и привести к снижению адаптации животных и заболеваниям. В основе любых форм поведения лежат механизмы, представленные в схеме на рис. 3. В ней показано четыре механизма, лежащих в основе поведенческих актов животных, которые будут подробно рассмотрены ниже.

Формы поведения живых существ определяют выживание особи в сложившихся условиях и способствуют сохранению вида в процессе эволюции. Все многообразие поведенческих реакций животных этологи систематизировали в 11 форм поведения:

1. пищевое;
2. комфортное (терморегуляция, выделение, поддержание чистоты тела);
3. оборонительное (пассивное и активное);
4. исследовательское;
5. игровое;
6. сон;
7. половое;
8. родительское (материнское, отцовское);
9. социальное:

а) стадное;

б) ритуальное;

в) коммуникативное (общение между особями одного вида посредством звуковых, химических и др. сигналов);

10.аномальное поведение;

11.агрессия, или агрессивное поведение.

С момента становления этологии как науки, ученые изучали общие механизмы, лежащие в основе поведения животных. Анализ литературных данных позволил их систематизировать (рис. 3).



Рис. 3. Механизмы поведения животных.

В представленной на рис. 3 схеме показано и пояснено четыре механизма, лежащих в основе поведения животных, а именно

наследственность, типы высшей нервной деятельности (ВНД) высших животных (млекопитающих), физиологические потребности организма и условия среды обитания. Наследственность определяет видовую стереотипность поведения, или инстинкты, например, «умывание» у кошек, насиживание яиц у птиц и т.д. Типы ВНД определяют доминирующее, нейтральное или подчиненное поведение животного в стае, стаде, семье и т.д. Физиологические потребности вызывают характерное поведение, направленное на удовлетворение собственных нужд организма. Примером является поиск и добывание пищи при появлении голода, т.е. пищевое поведение; сон после приема пищи или при утомлении; стремление животных к комфорту путем строительства нор, гнезд, хаток и т.д.

Рассматривая формы поведения животных, этологи попытались их классифицировать с разных точек зрения. Представленную ниже на рис. 4 классификацию предложили А.Н. Голиков, Н.У. Базанова, З.К. Кожебеков и др. (1991).

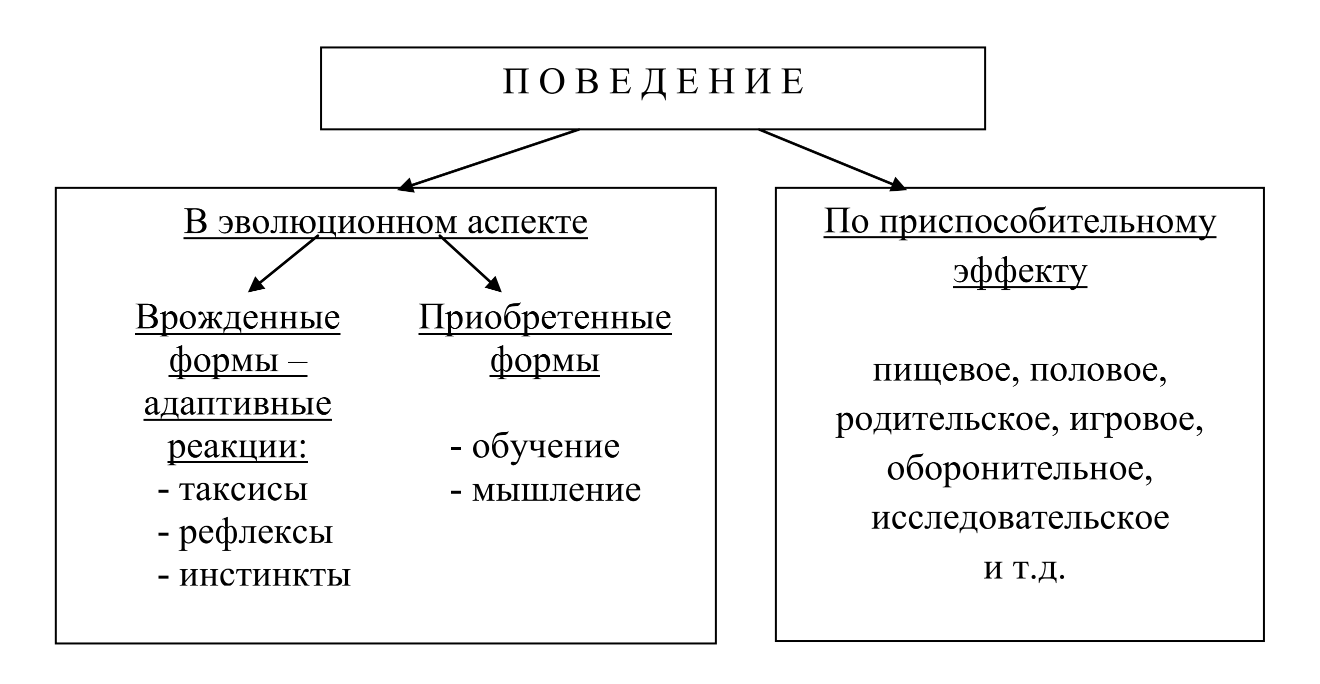


Рис. 4. Классификация поведения животных (Голиков А.Н., Базанова Н.У., Кожебеков З.К. и др. 1991).

Рассмотрим формы поведения, сформировавшиеся у животных в процессе эволюции. Врожденные формы поведения присущи всем живым

существам, но они специфичны для каждого вида. Приобретенные формы поведения (обучение и мышление) формируются в процессе жизнедеятельности животного и придают ему индивидуальность.

Таксисы - простейшая форма врожденного поведения, определяющая взаимодействие организма со средой у простейших и многоклеточных. На последующих ступенях эволюции роль таксисов резко падает и они заменяются другими, более совершенными механизмами адаптации. Таксисы представляют собой ориентацию по отношению к некоторым факторам среды. В простейшем случае таксис является ориентацией или движением, в котором адаптация организма есть простой врожденный автоматический ответ на стимул. В других случаях таксис может быть лишь элементом сложного поведения.

Рефлекс - тоже вид адаптивного поведения. Здесь он рассматривается как безусловно-рефлекторная реакция, служащая одним из главных видов адаптации в животном мире.

Инстинкт - более высшая форма врожденного поведения, сформировавшаяся на протяжении истории вида. Это наследственные комплексы реакций на определенные воздействия. Инстинктивное поведение, как и все другие формы поведения, имеет определенную направленность - всегда служить целям сохранения и развития организма в условиях, характерных для жизни этого вида животных. У высших животных трудно выделить в поведении врожденные элементы и быть уверенным, что обучение не повлияло на поведение. Например, у кошек ловля мышей считается инстинктивной реакцией, но часто котята, прежде чем научиться ловить мышей, должны увидеть, как это делают взрослые кошки. Чисто безусловно-рефлекторным поведенческий акт может быть только в первый раз в жизни, а затем на него наслаивается масса условных рефлексов.

Обучение - процесс, благодаря которому жизненный опыт влияет на поведение каждого индивида, и который позволяет животному развить новые приспособительные реакции с учетом прошлого опыта, а также

видоизменять те реакции, которые оказались неадаптивными. Существует много видов обучения, варьирующих от простейших модификаций врожденного поведения до сложнейших процессов, свойственных умственной деятельности человека.

Мышление – высшая форма поведения, доминирующая у человека. У высших животных доказано наличие элементарной рассудочной деятельности. Примером может служить инсайт (озарение), когда после ряда неудачных попыток и наступившей затем паузы животное внезапно меняет тактику своего поведения и решает задачу. Следовательно, в мозге животного произошла оценка ранее предпринятых попыток и внесен корректив в план дальнейших действий. У высших животных существуют и в эволюционном плане развиваются элементы рассудочной деятельности. Это доказывается решением животными сложных задач.

Приобретенные формы поведения – обучение и мышление – возникают на высших ступенях эволюции. Обучение становится доминирующим у млекопитающих, их поведение определяется как врожденными, так и приобретенными в результате обучения реакциями.

Классификация поведения по так называемому приспособительному эффекту подразумевает возникновение какого-либо вида активности животного в зависимости от физиологических потребностей его организма, взаимоотношений с другими животными или воздействия окружающей среды. Рассмотрим 11 форм поведения животных, которые на рис. 4 классифицированы по приспособительному эффекту.

2.1. Пищевое поведение

Пищевое поведение – складывается из пищедобывательных действий, собственно приема корма, его обработки, жвачного процесса (у соответствующих видов животных), дефекации. В зависимости от способа питания живых существ можно разделить на пять основных групп:

- фильтрующие воду (живут в воде и добывают себе пищу, отцеживая ее из воды),
- паразиты,
- растительноядные,
- плотоядные,
- всеядные.

Способ питания определяет и формы поведения, к которым, например, относятся хищничество, запасание пищи, манипуляции с пищей и регулирование ее потребления.

Хищничество характерно для паукообразных, насекомых, рыб, птиц и млекопитающих. Пойманную добычу хищник хватает, душит, сжимает, отравляет, обездвиживает, оглушает или поедает живьем – диапазон приспособлений довольно велик. Домашние кошки подкрадываются к своей жертве, следят за ней, используя короткие перебежки, а затем нападают. Львицы охотятся прайдом, загоняя жертву в западню; тигры охотятся в одиночку. Гепарды, преследуя жертву, могут развивать скорость до 120 км/ч.

Запасание пищи позволяет животным переживать неблагоприятное время года и характерно главным образом для грызунов. Существуют две основные формы запасов: сконцентрированные в специальных «кладовых» и рассеянные по разным местам отдельными кучками, встречаются и промежуточные стратегии. Кладовые обычно устраивают в самой норе, часто в специальной камере, а при рассеянном хранении запасов они могут быть разбросаны на обширной площади и находятся довольно далеко от дома. У многих видов, запасающих корм, имеются обширные защечные мешки для переноса корма к месту хранения.

Характер манипуляций, производимых с пищей до ее потребления, сильно варьирует у разных видов и зависит от типа пищи. Так, например, калан ложится в воде на спину, кладет себе на грудь плоский камень и вскрывает раковины моллюсков, ударяя ими об этот камень. Енот-полоскун перед употреблением промывает пищу в воде.

Животные не кормятся непрерывно. Корм поедают в течение определенного времени до насыщения, через различные интервалы. Так, лев, насытившись, обычно прекращает поиски пищи и охоту на протяжении 3-4 дней; питон питается 1-3 раза в месяц. Чувство голода у животных находится под влиянием периферических стимулов, поступающих из ротовой полости, глотки и желудка. Животное перестает есть задолго до того, как концентрация питательных веществ в крови достигает максимума. Обычно прекращение пищевого поведения наступает в результате механического и химического раздражения во время приема пищи или вскоре после этого.

2.2. Комфортное поведение

Комфортное поведение (гомеостатическое) – связано с поддержанием оптимальных для организма условий существования. Гомеостатическое поведение обеспечивает постоянство внутренней среды организма. Оно проявляется дыханием, выделением, терморегуляцией организма, аутопрофилактикой болезней и аутосанацией (самолечение).

Регуляция температуры тела – важнейший аспект приспособления к среде, особенно в условиях пустыни или Арктики. Птицы и млекопитающие гомойотермные существа, у них имеются физиологические механизмы, поддерживающие температуру тела на относительно постоянном уровне, несмотря на резкие колебания температуры среды. В отличие от них беспозвоночные, рыбы, амфибии и рептилии пойкилотермны – температура тела у них колеблется в зависимости от внешней температуры.

Многие формы поведения частично связаны с терморегуляцией. Для многих видов характерны сезонные миграции (птицы), назначение которых – свести к минимуму воздействие неблагоприятных температур в определенное время года. Более кратковременная регуляция температуры тела достигается путем значительных ежедневных перемещений из затененных участков в освещенные, или из норы наружу и обратно. Отдельные виды переживают засуху или суровые зимы, впадая в состояние спячки, которое у птиц называется гипотермией или торпидным состоянием (временное оцепенение), у насекомых – диапаузой, у медведей и барсуков – гибернацией или зимним сном.

К комфортному поведению относится поиск убежищ, необходимых чтобы укрыться от резких колебаний температуры, осадков и хищников. Среди беспозвоночных постройка убежищ наиболее ярко выражена у насекомых. У таких видов, как одиночные осы, каждая отдельная самка роет норку и запасает в ней корм. Однако у многих других видов гнезда представляют собой сложные постройки, в них обитают целые сообщества (термитники, муравейники, гнезда пчел). Для грызунов характерна постройка убежищ разнообразных форм. Бобры строят однокамерные норы, или хатки, в которых обитают пара взрослых особей и два их последних выводка. Древесные крысы строят шалашики из прутиков и веточек; мыши устраивают гнезда в форме кубков или чаш, используя бумагу, тряпки и другие материалы, иногда гнезда имеют крышу. Шимпанзе, орангутаны и гориллы строят себе «спальные» гнезда на деревьях.

Поддержание чистоты тела и жилища играет важную роль в выживании вида, сохраняя здоровье каждой отдельной особи. Аутопрофилактика и аутосанация проявляются в многосторонних поведенческих реакциях. После сна животные напряженно потягиваются, отряхиваются, вздрагивают, валяются, массируют некоторые участки тела, способствуя восстановлению нормального кровоснабжения. Многие

животные дефекацию и мочеиспускание совершают в определенном месте, содержат свои норы или гнезда в чистоте.

Животные способны отыскивать и поедать лечебные травы, отличая ядовитые от пригодных к употреблению. Информация о пользе и вреде различных растений, накопленная видом в течение эволюционного развития, закрепилась в памяти животных и стала их наследственным признаком.

2.3. Оборонительное поведение

Оборонительное поведение – имеет важное значение для выживания особи. Различают два вида: пассивное и активное оборонительное поведение.

Пассивное оборонительное поведение проявляется рефлексом осторожности, характеризующимся настороженностью, пугливостью, прятанием, оцепенением, неподвижностью, затаиванием, а также бегством от хищников. К этому виду оборонительного поведения относят явление аутотомии – специфического защитного анатомо-физиологического приспособления (Носков Н.М., 1973). Аутотомия характерна для зайцев, шиншилл, ящериц. У зайца она выражается в том, что его кожа в любое время года может быть без больших усилий сорвана со значительного участка тела и через короткий срок восстанавливается. Описаны случаи, когда хищные птицы сдирали кожу со всей спины зайца, который благодаря этому спасался бегством. Кровотечения, гнойного воспаления, отека подлежащих тканей у таких особей не отмечалось, после 10-14 дней поврежденное место покрывалось новой кожей. У ящериц аутотомия выражается отрыванием части хвоста, который затем снова отрастает через 60-85 дней.

Активное оборонительное поведение характеризуется соответствующей оборонительной позой (увеличение размеров, шипение),

использованием химических средств защиты (муравьиная кислота у муравьев и термитов, секрет перианальных желез у скунсов и др.) или специфических образований на теле (раковины, панцири, иглы, шипы, ядовитая слизь).

Химическое «оружие» - достаточно эффективная защита, оно служит как для отпугивания противника, так и для его уничтожения. Многочисленные незащищенные животные в случае опасности выделяют отпугивающее вещество (секрет) с неприятным запахом или вкусом, тем самым, побуждая нападающего к отступлению. Среди беспозвоночных животных самыми известными секретовыделителями являются жуки, саранча и кузнечики (Штейнманн Г., 1984). Например, саранча итальянский прус выделяет зобные капельки коричневого цвета, содержащие слабую кислоту, от которой у нападающего может появиться небольшая жгучая рана. Жуки-бомбардиры (семейство жужелиц), защищаясь от врага, с хорошо слышимым треском и взрывом обстреливают его жидкостью из анальных желез. У жуков из семейства пауссид также есть «взрывное устройство», выпрыскиваемый из него секрет оказывает не только отпугивающее, но и отравляющее действие. Тропические многоножки кивсяки также защищаются, выделяя ядовитый секрет белесого цвета. Известно, что кожная слизь некоторых лягушек раздражает кожу и слизистые оболочки человека, а также может оказывать прямое отравляющее действие не только на человека, но и на животных.

Некоторые феромоны – специфические пахучие вещества – имеют сигнальное значение тревоги (Соколов В.Е., Зинкевич Э.П., 1978). Например, в живоловку, в которую была поймана крыса или мышь долго не попадаются другие крысы или мыши, что связано, видимо, с запахом «тревоги», оставленным пойманным животным. Запах «тревоги» продуцируют хвостовые железы некоторых оленей (особенно пятнистого оленя). При виде опасности пятнистые олени убегают, подняв хвост кверху. Такое движение хвоста – видимый зрительный сигнал тревоги. Большая часть хвоста пятнистого оленя занята железистой тканью, расположенной над и под

позвонками и образованной трубчатыми железами. При быстром беге, встречный поток воздуха обдувает поднятый хвост оленя, происходит испарение секрета, и позади остается струя пахнущего воздуха, по которой могут ориентироваться другие особи, что особенно важно в лесной чаще, где зрительный сигнал тревоги может быть не эффективен.

Г. Штейнманн (1984) отмечает, что в коже некоторых рыб также находятся железистые клетки, вырабатывающие отпугивающее вещество, но так как у них нет выводных каналов, их секрет выводится наружу только при повреждении кожи рыбы, т.е. при ранении ее хищником. Содержимое железистых клеток, попадая в воду, растворяется в ней и быстро распространяется вокруг. Такой химический сигнал «тревоги» предупреждает других особей этого же вида об опасности. Отпугивающие химические средства первоначально образовались у тех видов рыб, которые вели общественный (стайный) образ жизни. Такие вещества предупредительного действия способствуют сохранению вида.

Исследованиями установлено, что подобное вещество «тревоги» вырабатывается в коже акул. Оказалось, что если на кожной поверхности акулы будет повреждение величиной с острие иглы, в воду попадает уже такое количество отпугивающего вещества, которое, растворяясь даже в 100 литрах воды, оказывает отпугивающее действие на неповрежденных акул. Использование такого химического сигнала «тревоги» нашло практическое применение во время второй мировой войны американскими воздушными силами и военно-морским флотом. В снаряжение пилотов и моряков входили «консервы», содержащие эссенцию акульей кожи, несколько капель которых успокаивало бурлящее от акул море, спасая жизнь солдат, совершивших вынужденную посадку, упавших в воду или потерпевших кораблекрушение.

2.4. Исследовательское поведение

Исследовательское поведение – позволяет изучать и оценивать окружающую среду. Оценка обстановки осуществляется путем осмотра, обнюхивания, наблюдения, непосредственного воздействия на предметы. Таким образом, животные (и человек тоже) познают окружающий мир с помощью рецепторов, то есть анализаторов, которые объединяют под общим понятием органов чувств. Различают осязание, обоняние, вкус, зрение и слух. Выяснено, что эти пять чувств не полностью отражают исследовательские (анализаторские) способности живых организмов. Животные наделены и другими приспособлениями, позволяющими раскрывать раздражители внешней среды. Так, у дельфинов и китов развита способность к эхолокации. Издавая ультразвуки и воспринимая отраженное от различных предметов эхо, дельфины и киты ориентируются в пространстве, узнают о препятствиях, присутствии соседей, нахождении пищи, близости берега или льдин, о глубине воды и рельефе дна. Ультразвуками пользуются и летучие мыши для ориентации в воздухе. Перелетные птицы мигрируют, ориентируясь по магнитным линиям Земли.

Собаки, кошки, лошади, змеи и др. улавливают раньше людей и современных электронных приборов предвестники тектонических катастроф (землетрясений, цунами, оползней и др.) и заранее покидают свои места обитания. Северные олени улавливают запах ягеля, засыпанного снегом глубиной 30-40 см. В предчувствии паводка суслики и сурки просыпаются от зимней спячки раньше обычного.

Итак, исследование – это анализ информации, получаемой живыми существами из внешней среды, что и определяет их поведение в каждой конкретной ситуации. В новой обстановке у животных вначале проявляется рефлекс биологической осторожности, а затем - исследовательское поведение, зачастую определяемое любопытством. В новых условиях обитания поведение животных направлено на восстановление утраченного быта, установление пригодности для существования, получения корма, воды, отдыха.

2.5. Игровое поведение

Игровое поведение – проявляется у животных через 2-3 недели после рождения. Телята, ягнята, козлята во время игры чаще всего бегают по прямой вперегонки, бодаются, лижут, обсасывают друг друга. Козлята могут взбираться на холмы, камни, пни, развилины деревьев, крыши различных построек. Жеребята, взаимно симпатизирующие, кладут голову на спину друг другу, трутся головами, пытаются зубами ухватить шею, холку, прыгают, высоко вскидывая задние конечности. В играх жеребят часто принимают участие их матери.

Малыши собак, гепардов, львов, тигров также любят играть друг с другом. Они борются, кусают уши, живот. Объектами игры у щенят оказываются разнообразные предметы – обувь, веники, щетки, мячи.

Высказывалось много предположений относительно роли игры в жизни животных. Поскольку игра особенно характерна для детенышей млекопитающих, большинство исследователей считает, что она имеет значение для развития нормального поведения взрослых особей. Игра позволяет детенышам практиковаться в выполнении двигательных актов и общественных взаимодействиях, которые будут необходимы во взрослом состоянии. Она служит тренировкой и обогащает информацией об окружающей среде.

2.6. Сон

Сон – поведенческая адаптивная реакция, характеризующаяся отсутствием активности особи, снижением интенсивности обменных процессов в организме. Сон наблюдается у широкого круга животных, в том числе у насекомых, моллюсков, рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих, а также у человека.

А.С. Батуев и др. (2002) отмечают, что полное лишение сна люди и животные переносят гораздо тяжелее, чем голодание. В специальных опытах собаки без пищи жили 20-25 суток, хотя и теряли 50% своей массы, а собаки, лишенные сна, погибали через 5-12 суток, утратив всего 5-13% массы тела. Лишение сна очень мучительно, оно приводит к эмоциональному и психическому расстройству.

Исследованием физиологии сна занимались И.М. Сеченов, И.П. Павлов, П.К. Анохин и др. Природа сновидений и в настоящее время волнует ученые умы. И.М. Сеченову принадлежит высказывание, что сновидения – «небывалая комбинация бывалых впечатлений». М. Стигнеева (2007) отмечает, что у Д.И. Менделеева «бывалые» впечатления сложились во сне в его знаменитую периодическую систему химических элементов; физику Нильсу Бору приснилась модель атома; Алесандру Флемингу во сне привиделась формула пенициллина; химику Кекуле во сне открылась тайна строения бензольного кольца. Подобные примеры свидетельствуют о том, что во время сна отдыхает организм, а мозг функционирует, сортируя впечатления прошедших событий. Физиологов волновал также вопрос – видят ли сны животные?

Электрофизиологические сведения относительно сна дает электроэнцефалограмма (ЭЭГ). ЭЭГ – запись активности головного мозга («мозговых волн»), получаемая с помощью электродов, которые либо прикладывают к коже головы снаружи, либо вживляют в мозг.

Электрофизиологические данные о сне получены только для птиц и млекопитающих. У этих животных можно различать две главные фазы сна:

а) *медленноволновой (ортодоксальный) сон* – характерные высокоамплитудные медленные колебания, появляющиеся в ЭЭГ. При таком сне урежается дыхание, пульс и т.д.

б) *быстрый, или парадоксальный, сон* – ЭЭГ становится «десинхронизированной», с быстрыми низкоамплитудными колебаниями, но сон не прерывается, а становится более глубоким. При этом сне снижается тонус скелетных мышц, но резко усиливаются вегетативные процессы: пульс и дыхание учащаются, повышается кровяное давление, усиливается гормональная активность. Одна из самых характерных особенностей парадоксального сна – появление быстрых движений глаз. Данная фаза сна *связана со сновидениями*, при этом у животных наблюдаются подергивание лап, хвоста, движение усов, ушей.

Парадоксальный сон короткий и продолжается у животных 3-4 минуты, затем снова наступает медленный сон. Периоды парадоксального сна возникают примерно каждые 9 минут у домовой мыши, каждые 50 минут у обезьян и детей и примерно каждые 90 минут у взрослых людей.

У сельскохозяйственных животных (лошадей, крупного рогатого скота, свиней) продолжительность сна в среднем составляет 5-7 часов в сутки. Сон бывает монофазный – с однократным чередованием сна и бодрствования в течение суток, и полифазный – с многократными сменами в течение суток периодов сна и бодрствования. Животным присущ полифазный сон, который состоит чаще всего из 6-8 периодов.

Механизм развития сна. В среднем мозге в ретикулярной фармации располагается центр бодрствования, обеспечивающий десинхронизацию корковых процессов. В гипоталамусе располагается центр сна, обеспечивающий синхронизацию корковых процессов, разлитое торможение, сон. В работающих клетках коры головного мозга при предельной степени утомления возникает процесс торможения, прекращающий деятельность данных клеток. Это торможение иррадиирует, охватывая всю кору и даже

распространяясь на подкорковые центры, в результате чего наступает новое качественное состояние нервных клеток – сон.

При глубоком разлитом торможении возникающие очаги возбуждения подавляются и сон не прерывается. Отдельные пункты коры сохраняют возбудимость даже во время глубокого сна. И.П. Павлов назвал такие пункты «сторожевыми», так как они дают возможность своевременного и быстрого пробуждения при воздействии жизненно важных раздражителей. Например, пробуждение в определенный час – рефлекс на время, не угасающий во время сна, - объясняется наличием сторожевых пунктов в коре.

Виды сна (Скопичев В.Г. и др., 2004). Различают физиологический, искусственный и патологический сон. Физиологический сон можно разделить на периодический суточный и периодический сезонный, к последнему относятся зимняя или летняя спячка, оцепенение, анабиоз. Искусственный сон вызывается наркотическими веществами, например, с целью введения животного в наркоз для его транспортировки или проведения оперативного вмешательства. К искусственному сну относят также и гипноз. Патологический сон возникает при возрастных изменениях головного мозга, нарушениях его кровоснабжения, опухолях и т.д. К патологическому сну относят летаргический сон, сомнамбулизм, бессонницу.

Большой научный интерес представляет такая адаптивная поведенческая реакция животного организма, как зимний и летний сон животных.

В зимний сон впадают многие виды млекопитающих, некоторые птицы (например, козодой, отдельные виды колибри). Различают три вида зимнего сна, сильно варьирующего у различных видов млекопитающих (Йовчев Н., Старчев К., 1978). Один из них – неглубокий зимний сон, во время которого животное впадает в состояние легкого оцепенения и при этом температура тела снижается незначительно (на 1-3°С). Такой сон характерен для хищных млекопитающих – медведей, барсуков, енотов и енотовидных

собак. При мягкой зиме и обилии пищи они могут и не засыпать на зиму или пробуждаться еще до наступления весны.

Второй вид зимнего сна – полное оцепенение со значительным понижением температуры тела характерен для летучих мышей, хомяков и бурундуков. При потеплении такие животные пробуждаются и бодрствуют. И, наконец, третий вид – глубокая непрерывная зимняя спячка – животные впадают в состояние полного анабиоза, при этом температура их тела остается пониженной на протяжении всего периода сна. Такая спячка характерна для ежей, сусликов, тушканчиков, некоторых видов летучих мышей. Она сопровождается глубокими физиологическими изменениями в организме животного, которое вынуждено голодать длительное время. Температура тела снижается почти до нуля, сердце работает очень медленно, делая лишь несколько ударов в минуту, дыхание становится редким, давление крови падает. Весной, после пробуждения, животному необходимо несколько часов, чтобы температура тела и все физиологические процессы пришли в норму (Калабухов Н.И., 1985).

Зимний сон является важным биологическим приспособлением животных, помогающим пережить им неблагоприятный период, связанный с понижением температуры окружающей среды и временным недостатком пищи. Летний сон характерен для меньшего числа видов животных, изучен недостаточно. Обычно, летний сон животных связан с сезонной или периодически повторяющейся засухой, с выгоранием растительного покрова, который служит животным укрытием и пищей, с пересыханием водоемов. В таких случаях животные впадают в состояние оцепенения до наступления благоприятных дней. Летний сон характерен для двоякодышащих рыб – обитателей пресных водоемов тропических и экваториальных областей, а также земноводных и млекопитающих (суслики, тенрек).

Таким образом, сон – это не просто отдых. Во время сна в высших отделах головного мозга идет обработка поступившей за период бодрствования информации. Проводится ее анализ, оценка, перевод нужной

информации в долговременную память; на этой основе формируются новые программы поведения. Природа сна учеными до конца не изучена. Большой научный интерес также представляют сновидения и гипноз, зимняя спячка животных.

2.7. Половое поведение

Половое поведение – проявляется в период полового созревания. С повышением уровня половых гормонов в крови начинают проявляться половые рефлексы, между животными складываются новые взаимоотношения. Появляется интерес к противоположному полу; первые попытки «вспрыгивания» (маунтинг) - тренировка к будущим половым актам. Животные становятся легковозбудимыми, драчливыми, у них снижается аппетит и поедаемость корма. Такое поведение у телят наступает в возрасте 6-8 мес., у жеребят – 16-18 мес., у свиней – 5-8 мес.

Половое поведение взрослых животных, содержащихся на выпасе или в загоне без привязи, включает в себя поиск и выбор полового партнера и собственно половые рефлексы (эрекция, обнимательный рефлекс, совокупление, эякуляция). Половое влечение проявляется как у самцов, так и у самок. Соперничество самцов за самок имеет видовые особенности – это бои (драки), ритуальное поведение – ухаживание, украшение себя (половой диморфизм) – изменение в брачный период окраски, длины шерсти на отдельных участках тела или перьев у птиц. В большинстве случаев самцы таким образом привлекают к себе внимание самки, которой принадлежит окончательный выбор.

В табуне или стаде самцы отыскивают самок в состоянии половой охоты благодаря органам чувств и прежде всего – обонянию. В период половой охоты самки и самцы выделяют специфические запаховые половые гормоны – феромоны, которые улавливаются на большом расстоянии (иногда

несколько километров). Феромоны стимулируют половое поведение и самцов, и самок.

Половые рефлексы у животных направлены на получение полноценного, жизнеспособного потомства. В период размножения половые рефлексы зачастую резко меняют все другие поведенческие реакции: у животных теряется чувство самосохранения, резко снижается поедаемость корма и продуктивность, усиливается агрессивность, неповиновение.

2.8. Родительское поведение

Родительское поведение – проявляется во взаимодействии родителей и детенышей, связанных с ухаживанием, обеспечением комфортных условий, выкармливанием и защитой детенышей. В большей степени родительское поведение проявляется у матерей, что обеспечивает надежное выращивание и сохранение приплода. Перед родами животные удаляются, готовят логово. После родов мать облизывает детенышей. В первые 3-4 часа после рождения устанавливаются визуальная, акустическая и ольфакторная связи между матерью и детенышами. В это время детеныши и мать запоминают зрительные образы, обонятельные признаки и звуковые сигналы друг друга. Позже детеныши начинают следовать за матерью.

Родительское поведение характерно и для самцов. Участие самцов в охране потомства, как «забота о потомстве» проявляется в различных группах позвоночных. Так, самец рыбы полосатого сержанта охраняет и поддерживает чистоту кладки икры на камнях; самец треиглой колюшки охраняет и вентилирует кладку икры в гнезде; у самцов иглы-рыбы и морского конька на нижней стороне тела имеются кожистые складки, образующие своего рода яйцевой мешок, в который самки откладывают оплодотворенную икру, и где происходит развитие эмбрионов; самец американского морского сома вынашивает в ротовой полости до 50 яиц, у других видов из рода тиляпий икру во рту вынашивает самка. У земноводных

примером «заботы о потомстве» самцов являются жабы-повитухи, у которых оплодотворенная икра удерживается некоторое время на задних конечностях самца, а затем переносится в водоем. У южноамериканской лягушки ринодермы Дарвина самец заглатывает оплодотворенные яйца и проталкивает их в длинный голосовой мешок, расположенный под кожей на груди и брюхе. Развитие 20-30 яиц осуществляется сначала за счет желтка, а затем и через кровеносную сеть голосового мешка родителя.

Самец африканского страуса устраивает гнездо. Несколько самок откладывают в него по 7-9 яиц. Ночью яйца высиживает самец, днем – самка. Птенцов охраняет самец (Наумов С.П., 1973). Австралийские страусы эму моногамы, но заботу о потомстве проявляет только самец, который строит гнездо, высиживает яйца и ходит с выводком. Самку он не подпускает ни к гнезду, ни к выводку. У новозеландских киви яйца насиживают оба родителя.

Новорожденные млекопитающие и птицы нуждаются в специфических условиях жизни: оптимальной температуре и определенном режиме питания. Матери новорожденных в меру своего «разума» создают детенышам оптимальный микроклимат (выбирают место, устраивают гнездо, обогревают), осуществляют важный гигиенический процесс – облизывание, съедают кал детенышей, несколько раз в сутки кормят детенышей молоком, обладающим первые дни после родов (молозиво) иммунным и бактерицидным действием.

Матери и отцы многих видов животных при стадном содержании охраняют и защищают своих детенышей и проявляют большую самоотверженность при выращивании потомства. Детенышей, которые оказываются далеко, матери подзывают ржанием, мычанием, хрюканьем, блеянием, непослушных наказывают кусанием, принимают участие в игре своих детенышей.

2.9. Социальное, или общественное, поведение

Социальное, или общественное, поведение – это поведение организмов при взаимодействии их друг с другом. Особи многих видов образуют упорядоченные сообщества с весьма сложной структурой. Для них характерны сложные системы коммуникации, функциональная специализация (муравьи, пчелы и др.), тенденция особей держаться вместе, постоянство состава и недопущение посторонних особей своего вида. Общественные отношения у животных формируются в процессе онтогенеза (индивидуального развития) благодаря наличию врожденных механизмов, обеспечивающих возможность устанавливать контакты с особями своего вида при помощи определенных сигналов (запечатления родителей, подражания, агрессии, симпатии и др.).

1) ***Стадное поведение*** – это взаимоотношения животных в группах, стадах, стаях, колониях, парах, семьях, которые строятся по доминантно-иерархическому принципу во главе с вожаками. Во вновь созданной большой группе животных сначала происходит знакомство между особями, а затем возникают конфликты и соперничество. В результате драк и стычек выявляются особи более высокого ранга (чина) – вожаки (доминанты) и лидеры, и более низкого ранга – подчиненные. Установившаяся социальная иерархия сохраняется достаточно длительное время, и в сообществе налаживаются мирные отношения, но каждое животное занимает свою нишу среди сородичей. Животное низкого ранга никогда не пойдет первым к кормушке и не ляжет на самое удобное место, поэтому в такой группе нет драк и агрессивного поведения. Достаточно угрожающего жеста со стороны высокорангового животного – и конфликт будет исчерпан. Кроме подчиненных в группе находятся и другие ранги, например, «контактные» - это животные, мирно уживающиеся со всеми другими особями. Есть в группе и индифферентные животные – они не борются за лидерство, но и не боятся высокоранговых животных.

Изменения социального ранжирования в группе возможны. Если высокоранговое животное заболевает и слабеет, то его место может занять животное более низкого ранга. Молодые, подрастающие животные стараются спровоцировать доминирующих животных на конфликты и занять их место. Стычки и драки возникают при появлении в группе новых животных. Драчливость возрастает и при таких неблагоприятных условиях для сообщества, как рост популяции, ограниченность пищевых ресурсов, природные катаклизмы и др.

2) ***Ритуальное поведение*** – представляет комплекс поведенческих приемов, возникающих у животных в процессе общения. Ритуалы – эволюционно выработанные стандартные формы поведения особей одного вида, позитивные или негативные демонстрации движений, информационные воздействия.

Формы ритуального поведения многообразны: бытовые ритуалы, половое ритуальное поведение самца и самки, родительское ритуальное поведение самца-отца и самки-матери, ритуальное поведение вожака-доминанта, лидера, особей рангами ниже в различных условиях и в различных связях. Они характеризуются проявлением агрессии или дружелюбия, подстрекательством, сигнализацией, поддержанием опрятности, поиском и приемом корма и воды, воспитанием потомства и др.

Бытовые ритуалы сводятся к поддержанию опрятности. Птицы, приводя себя в порядок, разглаживают и укладывают перья. Собаки, кошки, лошади, крупный рогатый скот и другие лижут поврежденные, загрязненные участки тела, чешут (трут) их о различные предметы, скребут своими зубами и обращаются за помощью к сотоварищам по группе, поддерживают повседневную форму.

Сигнальным ритуалом считают комплекс поведенческих приемов, связанных с передачей во внешнюю среду (членам своего сообщества, другим животным) информации об изменениях в стации, биоценозе, обнаруженном новом явлении. Например, волки посредством вибрирующего

воя (низкий вначале и заканчивающийся на высокой ноте) могут «по цепочке» передавать информацию о границах охотничьего участка (территории) на далекое расстояние.

При выражении дружелюбия, расположения животных друг к другу приемы ритуализации сводятся к взаимному приветствию, влечению встречающихся особей. Обычно животные издали узнают себе подобных, приветствуют их мурлыканьем, мяуканьем, урчанием, мычанием, ржанием и стремятся навстречу.

Поведение доминирующих животных при знакомстве всегда начинается с взаимного запугивания, устрашения партнера. Оно проявляется в частом фыркании, сопении, разгребании земли, вилянии хвостом. Шеи, головы у партнеров вытянуты, уши приложены, оттянуты назад, рот оскален. Животные принимают угрожающие позы, медленно приближаются и устремлено смотрят друг на друга, могут рычать, дико реветь, визжать, издавать другие звуки. Собака или волк, признавшие себя побежденными, отворачивают голову, подставляя сопернику шею, наиболее уязвимую часть тела. Соперник может одним сильным ударом умертвить капитулянта, но победитель обычно не прибегает к этому способу. Некоторые собаки, волки, шакалы в кульминационный период поединка падают на землю, поворачиваются на спину и поднимают вверх лапы. Данная поза обозначает прекращение борьбы, к ней прибегают многие животные (крысы, барсуки, суслики, медведи и пр.).

У каждого вида живых существ ритуалы проявляются своеобразно, имеют особенности, характерные черты. Все они возникли из бытовых приемов в процессе эволюции, специализировались в своем назначении.

3) ***Коммуникативное поведение*** – обеспечивает обмен информацией между особями сообщества. Взаимная согласованность поведения отдельных особей возможна лишь в том случае, если все животные данного вида пользуются при общении друг с другом общеупотребительным и понятным для всех ее членов *кодом, видоспецифическими сигналами*:

- выразительные движения тела, мимика, прикосновения – демонстрации (ритуалы);

- голосовые звуковые сигналы различной частоты и тональности, неголосовые звуковые сигналы (топот, сопение, фырканье и др.);

- запаховые метки индивидуальной территории.

Широко известный пример передачи информации – танцы медоносных пчел. Пчелы-сборщицы производят разведку в области, окружающей улей, разыскивая нектар и пыльцу. Найдя богатый источник корма, сборщица сообщает о его местонахождении другим сборщицам. Для этого пчела возвращается в свой улей и исполняет ритуализированный «танец» на стоящих вертикально сотах. За танцем наблюдают другие сборщицы, которые по его характерным особенностям узнают о том, где находится источник корма. Если расстояние до этого источника меньше 100 м, исполняется *круговой танец*. Если расстояние от улья до источника корма больше 100 м, исполняется *виляющий танец*, содержащий информацию как о расстоянии до корма, так и о направлении, в котором следует лететь.

Шимпанзе объясняются между собой главным образом жестами. Ученым удалось обучить шимпанзе сложной системе жестов, из которых состоит «американский язык знаков», используемый глухими в Северной Америке (Gardner, Gardner,1969).

В общении между собой и при добывании пищи муравьям помогают органы чувств, хотя от природы они сильно близорукие и глухие. Однако это не мешает муравьям не только ориентироваться на местности, но и общаться – выручает язык запахов и великолепное обоняние и осязание. Встретившись на тропинке, муравьи ощупывают друг друга усиками-антеннами и по запаху определяют свой это или чужой. По запаху муравьи находят и дорогу к своему муравейнику. Они имеют обыкновение метить дорогу капельками пахучего вещества (феромонами).

Запахи у млекопитающих вызывают различные поведенческие реакции, проявляющиеся в узнавании пола, возраста, физиологического

состояния, в половом, агрессивном, материнском, «территориальном» поведении. С помощью запаха мочи и кала, пахучего секрета специальной железы животные метят, маркируют свои участки. Ориентируясь на запах своих сородичей, другие особи того же вида избегают грозящей им опасности, находят особей другого пола, своих детенышей. Запах самца подавляет исследование новой территории у других самцов, привлекает самок, стимулирует половые циклы у них.

2.10. Аномальное поведение

Аномальное поведение – ненормальное поведение некоторых животных выражается в появлении у них настойчиво-болезненного влечения к отдельным веществам, которые не являются кормом, подкормками и диетическими приправами.

Давно известно, что некоторые птицы любят ложиться с распушенными крыльями и хвостом на муравейники. Множество муравьев устремляется на их тело, выискивает перо-пухоедов и других эктопаразитов и уносит в свои кладовые. «Муравьиные ванны» принимают лисицы, барсуки, рыси и даже медведи. Экспериментальными исследованиями установлено, что муравьи разных видов в течение 10-15 минут освобождают пару нательного белья человека не только от взрослых вшей, но и яиц (гнид). Возможно, влечение животных к муравьиной кислоте и санация их муравьями необходимы в целях аутопрофилактики.

Многие животные проявляют постоянное влечение к алкогольным напиткам, забродившим фруктам. А.Б. Керн и др. сообщают о быстрой выработке пристрастия к курению у шимпанзе. Некоторые обезьяны испытывают удовольствие от вдыхания табачного дыма и запаха табака. Они старательно собирают и «выпрашивают» окурки, превращают их в порошок, натирают им стопы ног, руки и затем постоянно нюхают их.

Козы легко привыкают к листьям и плодам кофе и активно отыскивают их в природе. Овцы некоторых популяций в Кировской области легко привыкают к красным мухоморам. Наевшись этих грибов, они пьянеют, становятся возбужденными, прыгают, скачут, неудержимо бегают по пастбищу. Через 6-8 часов опьянение проходит.

2.11. Агрессивное поведение, или агрессия

Агрессивное поведение – это совокупность внешних эмоциональных проявлений угрозы, нападение одного животного (агрессора) на другое (жертву), которое может вызвать гибель, телесные повреждения, боль или ограничение свободы чаще всего жертвы.

Исследования этологов показали, что причины агрессии разнообразны. Агрессивное поведение может быть следствием защиты от другого животного, как в той поговорке: «Лучшая защита – это нападение». В данном случае агрессия и активное оборонительное поведение одно и то же. В данной ситуации эмоциональное переживание страха трансформируется в ярость. Как отмечает А.А. Иванов (2007), мгновенная трансформация страха в ярость действует обескураживающе на врага. Элемент неожиданности является сильным психологическим приемом, спасающим слабого в ситуации смертельной опасности перед физически сильным противником. Если даже враг не испугается яростных действий жертвы, то он может упустить инициативу, растеряется и потеряет часть своей наступательной силы. Порой такое замешательство агрессора позволяет жертве выиграть несколько секунд, чтобы спастись бегством.

Следующей причиной агрессии может быть разновидность материнского (родительского) поведения, когда самка защищает своих детенышей при возникновении угрозы для их жизни. Существует масса примеров, когда матери отчаянно нападают на «врагов», защищая свое потомство. Так, Ч. Дарвин писал (Носков Н.М., 1973): «Горе человеку,

потревожившему детенышей крупных и свирепых четвероногих, если они услышат тревожный крик своих детей». Материнское агрессивное поведение обеспечивает надежное выращивание и сохранение её приплода.

Агрессивное поведение характерно для многих животных в период размножения. Между самцами разгораются ожесточенные драки за самку, в которых побеждает сильнейший. Это имеет определенное эволюционное значение – естественный отбор, обеспечивающий дальнейшее существование вида. М.П. Павлов (1990) отмечает, что жестокие драки между волками возникают тогда, когда их много, и с волчицей остается самый крупный и сильный волк. В период течки волчица также ведет себя весьма агрессивно, особенно по отношению к слабым самцам, которых грызет и прогоняет. Изредка слабые или сильно израненные во время драк самцы умерщвляются своими сородичами.

В период гона кабаны-самцы также ожесточенно дерутся. Известны случаи, когда одновременно в драке участвуют трое и даже четверо животных. Во время драки они угрожающе хрюкают и наносят сопернику раны, чаще всего в области плеча и шеи.

В смертельную схватку за обладание самкой вступают лоси. Бой начинается с голосового вызова – рёва, по характеру которого определяется сила противника. Иногда этого бывает достаточно, чтобы прогнать конкурента. М.Н. Носков (1973) так описывает поединок лосей: «Соперники-лоси, ревя, бегут навстречу друг другу. Встретившись на свободной площадке, сопя, ревя, устремляются друг к другу и делают несколько кругов, а затем сталкиваются лбами, рогами, усиленно надавливая на противника. Сопение, рев с перерывами продолжаются во время всей борьбы. Издают его оба животные. Дуэлянты, упершись лбами, рогами, стараются сохранить свою первоначальную позицию. Они не сдвигают передние конечности с занятого участка, а переставляют только задние ноги, обеспечивающие устойчивость. Дерущиеся движутся по кругу. Если силы соперников равны, борьба может затянуться и даже повториться после перерыва. Бывает много

случаев, когда лоси, сцепившись рогами, не могут разъединиться и так погибают».

Другой стороной агрессивного полового поведения может быть убийство самцом детенышей самки своего вида. Лактирующая самка, потерявшая свое потомство, вскоре приходит в половую охоту, это отмечается у медведей, львов, обезьян, бегемотов. Самец-агрессор покрывает её, и достигается цель реализации его генетического потенциала.

Следующей причиной агрессивного поведения может быть дискомфортное воздействие окружающей среды или болезненное состояние самого животного. Очень часто животное, раненое или испытывающее болезненные ощущения, может снимать нарастающее внутреннее напряжение путем нападения на более слабого сородича или другое беззащитное животное. Причиной агрессии может быть инфекционное заболевание, например, бешенство и др. Ученые описывают нападение животных на аппаратуру, используемую с исследовательскими целями. Вероятно, в этом случае им не нравятся вибрации, волновые излучения, и они стремятся разрушить источник, причиняющий им дискомфорт. Определенную угрозу также представляет голодное животное, которое может напасть и на человека (например, оголодавший тигр, лев).

Другой причиной агрессии может быть индивидуальная непереносимость близкого присутствия особи, или ненависть, которая может быть трансформацией родительской «любви» к подросшему молодняку. Это отмечается у собак, лис, кошек, когда их потомство готово к самостоятельной жизни. Взрослые особи перестают ухаживать за молодняком и кормить их, не разрешают подходить к еде, агрессивно реагируют на игровое поведение. Целью агрессии является изгнание молодняка с территории, которая может прокормить лишь определенное количество животных. Присутствие на этой территории еще одного поколения дестабилизирует экологическое равновесие сложившейся экосистемы, т.е. за счет агрессии стая, группа избавляется от пищевых

конкурентов. При этом также решается проблема инбридинга (близкородственного скрещивания), который негативно сказывается на генетическом благополучии семьи. Молодняк осваивает новые кормовые угодья, заводит новые семьи, формируются новые биоценозы.

Различают следующие виды агрессии:

1) внутривидовая – между особями одного вида;
2) межвидовая – между особями разных видов.

Внутривидовая агрессия. Этот вид агрессивного поведения необходим для поддержания стабильных общественных группировок. Она противодействует проникновению в данную группу животных (сообщество) чужаков – особей своего вида из других групп, а также ограничивает число производителей путем изгнания части самцов или самок. Благодаря этому возникает резерв мигрирующих особей, за счет которого пополняется недостаток производителей в других популяциях. Внутривидовая агрессия способствует установлению упорядоченных иерархических отношений между животными сообщества.

Одним из показателей общего уровня агрессивности у того или иного вида может служить минимальная величина индивидуальной дистанции. У видов более агрессивных отдельные особи обычно сохраняют между собой большие дистанции, нежели у видов менее агрессивных. Территориальная агрессия ярко выражена у петухов. Агрессивность животных обратно пропорциональна удалению от центра области обитания животного. На границе владений обе соседствующие особи (насекомые, рыбы, птицы, млекопитающие) чувствуют себя неуверенно. С приближением к центру захваченной территории агрессивность хозяина нарастает, а чужака – снижается.

У японских перепелов уровень агрессивности особей в составе стаи зависит от полового соотношения самцов и самок. При соотношении самцов и самок соответственно 3:10 наблюдается минимальный уровень

агрессивности. Агрессивные действия у перепелов проявляются в виде нанесения ударов клювом либо оказания давления корпусом.

Агрессивное поведение проявляется не только непосредственным нападением, но и ритуализированными действиями, предшествующими нападению, которых порой достаточно, чтобы разрешить конфликтную ситуацию. Агрессивно настроенные животные, такие как петухи, коты, бойцовские рыбки, прежде чем вступить в физический контакт, оказывают друг на друга психологическое воздействие. Они демонстрируют ритуальные позы и движения – выгибание спины, взъерошивание шерсти у котов, оттопыривание жаберных крышек с жабрами и расправление плавников у бойцовских рыбок и др., а также издают специфические звуки. Довольно часто один из соперников не выдерживает дистантного противостояния и отступает без боя.

Межвидовая агрессия. Основными причинами этого вида агрессии являются защита потомства, борьба за кормовые ресурсы, жизненное пространство. Так, в весеннем лесу дятлы дерутся с белками из-за дупла. Судак-самец в период размножения охраняет гнездо с икрой и нападет при этом не только на представителей своего вида, но и на всех рыб, приближающихся к гнезду. Домашние гуси проявляют агрессивность по отношению к уткам, курам и т.д.

Межвидовая агрессия не является аналогом межвидовой борьбы. Её скорее следует рассматривать в качестве средства, стимулирующего появление новых форм адаптивного поведения у жертвы в отношениях с хищником. С позиции потенциальной жертвы охота выглядит как акт агрессии, как источник смертельной опасности, поэтому у жертвы в данной ситуации формируются исключительно отрицательные эмоции и состояние страха и предельного дискомфорта. Они вынуждают животное к мобилизации всех имеющихся ресурсов (физиологических и этологических) для достижения полезного результата, т.е. выживания. Для хищника охота – это работа, целью которой является насыщение. Кошка, которая охотится на

воробья, едва ли испытывает отрицательные эмоции. Во время и после удачной охоты ее захватывают положительные эмоции, проявляющие в виде игрового поведения со своей жертвой.

Таким образом, хищник и жертва постоянно ищут и находят новые этологические приемы успешного сосуществования. У стадных копытных животных под влиянием опасности, исходящей от хищника, совершенствуется структура стада – усиливается сторожевая функция, устанавливаются строгие иерархические отношения и др., происходит эволюционный отбор по резвости, выносливости, скорости бега. Осторожная и неуловимая жертва, в свою очередь, вынуждает хищника совершенствовать свои физические возможности и навыки охоты. Между хищником и потенциальной жертвой устанавливается численное равновесие, которое обеспечивает сохранение и эволюционное развитие обоих видов.

Выдающийся исследователь поведения животных, классик современной этологии К. Лоренц подметил, что кинематографисты во многих фильмах о жизни диких животных представляют агрессию абсолютно ненаучно как борьбу кровожадных животных всех видов и возрастов, т. е. всех против всех. Только в кино можно увидеть борьбу тигра с питоном, слона с носорогом, крокодила с бегемотом. Теоретически в природе такие сценарии возможны, но маловероятны. Такой конфликт возникает лишь в случае, когда, по крайней мере, один из участников конфликта психически болен. Межвидовая агрессия наблюдается при заболевании лис, волков и представителей других видов бешенством. Как проявление психического нездоровья специалисты оценивают случаи людоедства у тигров и львов. К этой же категории патологического поведения относят и случаи немотивированного нападения слонов на крестьянские поселения в Индии. В настоящее время ученые продолжают изучать агрессивное поведение животных и стремятся изучить причины столь разнообразного его проявления.

Вопросы для самоконтроля:

1. Что включают в себя понятия «биологическая форма поведения» и «унитарная реакция»?
2. Какие формы поведения существуют?
3. Какие механизмы лежат в основе существующих форм поведения животных?
4. Как Вы понимаете классификацию поведения животных по приспособительному эффекту?
5. Как Вы понимаете классификацию поведения животных в эволюционном аспекте?
6. Дайте краткую характеристику врожденным формам поведения (таксисы, рефлексы, инстинкты).
7. Как Вы думаете, на каком этапе эволюционного развития возникли обучение и мышление у животных?
8. Охарактеризуйте пищевое поведение животных.
9. Охарактеризуйте комфортное поведение животных.
10. Какое оборонительное поведение бывает, чем оно характеризуется?
11. Каково значение исследовательского поведения животных?
12. Какие сенсорные системы животных участвуют в процессе исследования окружающей среды?
13. Охарактеризуйте игровое поведение; каково его значение в развитии индивида?
14. Какие фазы сна бывают?
15. Охарактеризуйте механизм развития сна.
16. Значение сна для животного организма.
17. Охарактеризуйте половое поведение животных.
18. Биологическое значение родительского поведения.
19. Эволюционное значение социального поведения. Назовите виды социального поведения животных.

20. Какова роль коммуникаций в жизни животных.
21. Что понимают под аномальным поведением животных?
22. Как Вы думаете, аномальное поведение животных способствует их адаптации к условиям окружающей среды или несет разрушение организма? Приведите примеры.
23. Каково значение агрессивного поведения в адаптации животного к условиям среды и в сообществе?

3. Инстинкты как форма врожденного поведения животных

Инстинкты – сложные безусловные (врожденные) рефлексы, реализующиеся в обычных условиях жизни особи в ответ на раздражения. Инстинкты выработались в процессе эволюции и закрепились в рамках вида на генетическом уровне.

Ч. Дарвин был первым исследователем, который предложил определение инстинкта, основанное на объективном анализе поведения животного (Мак-Фарленд, 1988). Он трактовал инстинкты как сложные рефлексы, сформированные из отдельных поведенческих элементов, которые могут наследоваться, и, значит, являются продуктами естественного отбора, эволюционирующими вместе с другими аспектами жизни животного. Идеи Ч. Дарвина послужили основой для представлений классической этологии, которые были сформулированы К. Лоренцом и Н. Тинбергеном.

Гидравлическая модель инстинктивного поведения по К. Лоренцу.

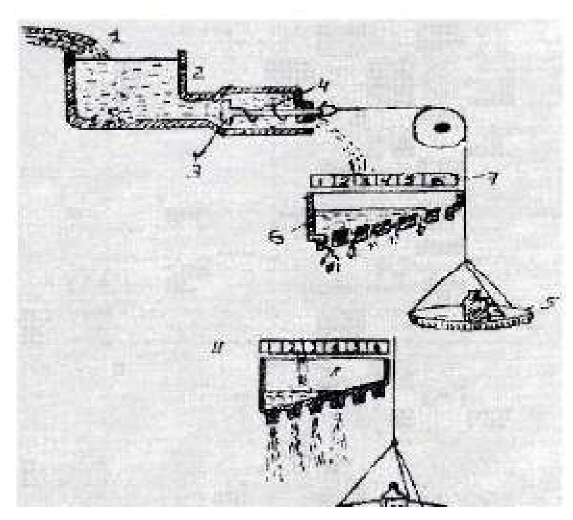


Рис.5. Гидравлическая модель инстинктивного поведения по К. Лоренцу.

К. Лоренц (Lorenz К., 1937) утверждал, что многие типы поведения животных сформированы на основе ряда комплексов фиксированных действий, которые характерны для животных данного вида и в основном генетически детерминированы. Позднее он утверждал (Lorenz К., 1950), что каждый *комплекс фиксированных действий,* или инстинкт, мотивирован *энергией специфического действия.*

Этот механизм сравнивался с жидкостью в сосуде: каждый инстинкт соответствует своему «сосуду», и когда появляется пусковой раздражитель, жидкость «выливается» в форме инстинктивной силы – драйва (drive), которая вызывает адекватное поведение.

Основные конструктивные элементы модели Лоренц заимствовал из гидравлики, и модель иногда называли "психогидравлической" (рис. 5). При повышении мотивации, например, при лишении животного пищи, накапливается "специфическая энергия действия", т.е. энергия, которая относится только к чувству голода и не связана ни с какими другими типами поведения. В модели это представлено как постепенное накопление воды в резервуаре, куда она поступает через кран. Вытекание воды из резервуара представляет собой, в частности, двигательную активность животного. В норме выход из резервуара закрыт клапаном, который снабжен пружиной. Клапан открывается двумя способами. Первый - это помещение на чашку весов грузов разного веса, что соответствует действию различных внешних раздражителей. Постепенно нарастающее давление воды в резервуаре и груз на чашке весов действуют в одном направлении - открывают клапан. Чем выше уровень воды, тем меньший груз необходимо добавить на чашку весов, а иногда открывание клапана обеспечивает только давление воды - это будет соответствовать активности вхолостую.

Разные типы активности животного представлены в модели в виде разных отверстий в градуированном наклонном лотке. При слегка открытом клапане воды выливается мало, она попадает лишь в первое, самое нижнее отверстие лотка. Это соответствует форме активности, имеющей самый низкий порог, т.е. одной из форм поискового поведения. Если клапан открывается сильнее, вода выливается и через другие отверстия лотка, что соответствует активности с более высоким порогом. Если вся вода вылилась, поведенческая реакция не проявляется, как бы ни были сильны действующие на животное стимулы. Понятие "истощение двигательного акта", которое используется в классической этологии, относится именно к этому случаю.

В определенных пределах предложенная Лоренцем модель хорошо описывает феноменологию инстинктивных действий, а также циклические изменения, происходящие в реактивности нервной системы животного к внешним раздражителям - снижение порога совершения действия, если оно долго не выполнялось, восстановление готовности к инстинктивным действиям после перерыва и возможность появления реакций на неспецифические раздражители. В течение некоторого времени она являлась стимулом к развитию новых исследований. Однако наряду с этим модель Лоренца неоднократно подвергалась критике, отчасти необоснованной, но отчасти и справедливой (например, механистичность построения). При создании модели принимались в расчет лишь самые общие черты, отражающие схему работы моделируемой системы, а также ее соответствие известным из опыта фактам. Хорошо иллюстрируя многие из известных феноменов, гидравлическая модель Лоренца была все же не в состоянии объяснить все многообразие поведения. Однако это свидетельствовало лишь о том, что представление о запасании "специфической энергии действия" имеет ограниченное применение, и соответствующие термины и понятия не универсальны.

Современная оценка концепции Лоренца о врожденном разрешающем механизме опирается на большое количество экспериментальных фактов, полученных в последние годы. Очевидно, что и "специфическая энергия действия", и ключевые стимулы - это понятия, которые в переводе на язык современной нейрофизиологии выражаются такими терминами, как "специфическое побуждение", активация той или иной мотивационной системы.

Иерархическая теория инстинкта по Н. Тинбергену. Представления К. Лоренца, заложившего основы этологии, развил голландский ученый Н.Тинберген. Большая часть его исследований была проведена в 50-е гг. XX столетия в Оксфордском университете. Там под

руководством Тинбергена было образовано особое направление, получившее известность как английская школы этологии.

Н. Тинбергену принадлежит разработка *иерархической модели поведения,* которая в большей степени учитывала физиологические данные, чем исходная модель Лоренца. На базе этой модели он выделил некоторые формы конфликтного поведения и высказал гипотезу об их механизмах.

Н. Тинберген и его ученики в течение многих лет систематически исследовали в природных условиях поведение ряда видов насекомых и птиц. Классическим объектом их лабораторных исследований стала трехиглая колюшка - легко размножающийся в неволе вид пресноводных рыб, обладающий целым рядом интересных поведенческих особенностей. Репродуктивное поведение колюшки послужило моделью для выявления многих важных принципов организации поведения животных.

Огромное значение для современной этологии приобрели работы школы Тинбергена, проведенные на колониальных морских птицах. Эти работы явились основой многих современных представлений о сообществах животных и факторах, регулирующих их структуру. Кроме того, они способствовали изучению многообразных форм приспособления животных к борьбе с хищниками, что накладывает отпечаток практически на все стороны их поведения. Исследования Н. Тинбергена оказались важными и для проблемы эволюции поведения.

Основой для разработанной Тинбергеном модели поведения послужили следующие факты. Известно, что между различными стереотипными двигательными реакциями существует ряд закономерных отношений. В некоторых ситуациях группы инстинктивных движений появляются совместно, они характеризуют определенное внутреннее состояние животного и проявляют общие флюктуации (всплески) порога поведенческой реакции. Повышение порога реакции А поднимает порог реакции В (и наоборот), а это свидетельствует о том, что обе они зависят от общего функционального "центра". Наблюдая за сложными поведенческими

комплексами действий, можно видеть некоторую регулярность в последовательности проявления тех или иных действий. В качестве примера можно привести агрессивные столкновения рыб за раздел территории. У многих костистых рыб, в том числе и у цихлид, им почти всегда предшествует демонстрация запугивания. Причем у одних видов эти столкновения следуют за очень коротким периодом запугивания, а у других - за весьма разнообразными демонстрациями запугивания. Серьезное агрессивное столкновение с ранениями следует лишь в том случае, если силы обоих самцов равны. Наконец, у третьей группы видов настоящие драки уже не наблюдаются, и крайне ритуализированная церемония запугивания выполняется до полного истощения одного из соперников, что и решает спор.

В этих ритуализованных столкновениях имеется специфическая последовательность движений: они начинаются с демонстрации боковых поверхностей тела, за которой следует подъем вертикальных плавников. Затем следуют удары хвостом, которые через посредство боковой линии, воспринимающей изменение давления воды, могут, вероятно, сообщить о силе противника. После этого противники встают друг перед другом, вслед за чем начинаются взаимные толчки с открытой пастью, а у других видов - укусы в открытый рот. Они продолжаются до тех пор, пока один из соперников не устанет, окраска его бледнеет, и, в конце концов, он уплывает.

Такие ритуализованные драки и агрессивные столкновения - прекрасные примеры специфической последовательности стереотипных двигательных реакций: удары хвостом не начнутся до подъема спинного плавника, а толчки отмечаются только после многих ударов хвостом. По интенсивности демонстрации запугивания и ударов хвоста опытный наблюдатель может определить, кто победит и начнутся ли толчки "с открытой пастью" вообще, или же один из соперников просто сбежит до начала "серьезной драки".

Интерпретируя подобные явления, Н. Тинберген выдвинул гипотезу об иерархии центров, управляющих отдельными поведенческими реакциями. Согласно Н. Тинбергену, инстинкт представляет собой завершенную иерархическую организацию поведенческих актов, реагирующую на определенный раздражитель четко координированным комплексом действий.

Изменение возбудимости центров под влиянием внешних и внутренних воздействий происходит в определенной последовательности. Сначала повышается возбудимость "центра" поисковой фазы поведения. Например, голодное животное начинает поиск пищи. Когда пища будет найдена, произойдет "разрядка" центра, стоящего на более низком уровне иерархии и контролирующего осуществление завершающего акта - поедания пищи. Схему иерархии центров, управляющих поведением самца колюшки в период размножения, Н. Тинберген представляет следующим образом.

Высший центр репродуктивного поведения самца активизируется увеличенной длиной дня, гормональными и другими факторами. Импульсы из этого центра снимают блок с центра поискового поведения. Разрядка этого центра выражается в поисках условий для постройки гнезда. Когда такие условия (подходящая территория, температура, необходимый грунт, мелководье, растительность) найдены, происходит разрядка центров следующего уровня иерархии и благодаря этому становится возможной постройка гнезда.

Если на территорию данного самца проникает соперник, то возбудимость центра агрессивного поведения повышается. Результат этого - преследования и драки с самцом-соперником. Наконец, при появлении самки повышается возбудимость центра полового поведения и начинается ухаживание за самкой, представляющее собой тоже комплекс фиксированных действий.

В дальнейшем вопросы иерархической организации поведения изучал Хайнд (1975). Он показал, что хотя в принципе комплекс фиксированных

действий большой синицы можно расположить в иерархическую схему, однако не всегда удается сделать это полностью, так как некоторые из движений характерны для двух и более видов инстинктов. Иногда эти движения являются завершающими актами, а иногда - просто средством создания условий, в которых можно осуществить завершающее действие.

У молодых животных иерархия поведения часто еще не сформирована. У птенцов, например, сначала появляются, на первый взгляд бессмысленные, изолированные двигательные акты, и только позже они интегрируются в сложный функциональный комплекс движений, связанных с полетом. Расчленение иерархии поведения на элементы часто можно наблюдать во время игры, когда отдельные поведенческие акты, связанные с различными функциями, свободно комбинируются в сочетания, не характерные для нормального поведения.

Существенно, что модель Н. Тинбергена предусматривает возможность взаимодействия между "центрами" различных видов поведения, Случаи, когда животное в каждый данный момент занято каким-то одним видом деятельности, являются скорее исключением, чем правилом. Обычно одни виды активности сменяют другие. Наиболее простой пример такого взаимодействия - подавление одних центров другими. Например, если у самца чайки во время ухаживания за самками усиливается голод, то он может прекратить брачные демонстрации и отправиться на поиски корма. В данном случае поведение определяется не присутствием внешнего раздражителя, а соответствующим внутренним побуждением.

Как особый случай проявления взаимодействия "центров" можно рассматривать так называемое конфликтное поведение, когда у животного наблюдается одновременно несколько тенденций к различным (часто противоположным) типам поведения. Одним из примеров конфликтного поведения является поведение самцов территориальных видов, описанное Н. Тинбергеном в результате наблюдений за трехиглой колюшкой и за различными видами чаек.

Например, если самец А вторгается на территорию самца В, то последний нападает на него и преследует, а самец А спасается бегством. То же самое произойдет, если самец Б вторгнется на территорию самца А. Если же столкновение произойдет на границе этих двух территорий, то поведение обоих самцов будет выглядеть иначе: у обоих самцов элементы реакций нападения и бегства будут чередоваться. Причем элементы нападения будут выражены тем сильнее, чем ближе самец к центру своей территории. Напротив, по мере удаления от центра будут сильнее выражены элементы бегства.

Как показали наблюдения за озерной чайкой, угрожающее поведение самцов на границе двух территорий включает пять поз, характер и последовательность которых зависят от реакций противника. Каждая из поз отражает определенную степень конфликта между противоположными внутренними побуждениями: агрессивностью - стремлением напасть на противника и страхом - стремлением убежать от него.

Подобный же анализ позволил объяснить и механизм так называемых "замещающих движений" (displacement activity), которые иногда также обнаруживаются у животных в конфликтных ситуациях. Например, в пограничной зоне между двумя участками два самца серебристой чайки, стоящие друг перед другом в угрожающих позах, могут внезапно начать чистить перья; белые гуси на земле совершают те же движения, что и при купании; серые гуси в этих ситуациях отряхиваются, а петухи клюют траву и все, что находится поблизости. Эти реакции являются, как выяснилось, врожденными, так как проявляются без соответствующего индивидуального опыта.

В других случаях конфликт страха и агрессивности приводит к тому, что животное нападает не на противника, а на более слабую особь (как это наблюдал Лоренц у серых гусей), или даже на неодушевленный предмет (чайки при этом клюют листья или землю). Такая "переадресованная" активность, как и "замещающие" действия, проявляется в тех случаях, когда

агрессивность и страх уравновешиваются, уступая место другим видам активности, не связанным непосредственно с данной ситуацией.

Таким образом, иерархическая теория инстинктов Тинбергена может объяснить вышеперечисленные явления - и поведение в ситуации конфликта, и замещающие действия, и переадресованную активность.

Работы, начатые Н. Тинбергеном и его сотрудниками, впоследствии, были продолжены и расширены. Накопленный огромный фактический материал показал плодотворность такого подхода и позволил проанализировать многие виды демонстративного поведения. Результаты этих исследований частично соответствовали основным положениям схемы Н. Тинбергена, частично требовали ее усовершенствования. Они продемонстрировали пределы ее применимости и наметили направления ее дальнейшего развития.

Концепция инстинкта, принятая в классической этологии, в настоящее время удовлетворяет не всех. Это происходит по двум причинам. Во-первых, не все разделяют точку зрения, согласно которой инстинктивные силы, или драйвы, обеспечивают энергией определенные виды поведения. ***Мотивация*** (внутренняя потребность удовлетворения организма в чем-то) больше не рассматривается с точки зрения драйва, сверхрефлексов или инстинктивных побуждений. Во-вторых, многие не согласны с утверждением, что определенные типы поведения являются врожденными, т. е. развиваются независимо от условий внешней среды. Д. Мак-Фарленд (1988) отмечает, что в настоящее время нельзя считать, что генетические влияния на поведение не зависят от средовых воздействий. Термин «врожденный» был введен для обозначения характерного для вида типа поведения; при этом не следует забывать, что и ранние средовые влияния являются также характерными для вида, т. е. что условия, в которых рождаются и развиваются различные члены вида, часто оказываются очень сходными.

Таким образом, инстинкт представляет собой своего рода «видовую память», передаваемую от поколения к поколению по наследству (Меннинг О., 1982). Как пишет В.К. Вилюнас (1986), современным дискуссиям свойственно возрастающее понимание того, что проблема инстинкта касается не некоторого обособленного онтологического образования, а диффузно проявляющегося в поведении фактора наследственности; это обнаруживается в том, что традиционное противопоставление «инстинкт-научение» все чаще заменяется более точной схемой анализа «наследственность-среда», не предполагающей категоричного противопоставления: «Задавать вопрос, в какой степени поведение зависит от наследственности и в какой - от среды, это все равно, что спрашивать, в какой мере площадь поля зависит от длины, а в какой – от ширины. Площадь полностью зависит от обоих параметров (Дьюсбери Д., 1981)». Что бы ни представляли собой механизмы, лежащие в основе инстинктивного поведения, они формируются прижизненно вместе с развитием организма и, следовательно, подвержены влиянию со стороны всевозможных внутренних и внешних условий.

В.К. Вилюнас (1986) отмечает, что инстинктивное поведение складывается из автономных звеньев. Индивид, выполняющий некоторое инстинктивное действие, обычно бывает совершенно неспособен согласовывать его с другими, предшествовавшими и последующими, действиями. Так, оса пелопей, построив ряд ячеек с отложенными яичками и запасом пищи в каждой, обносит напоследок все строение общим слоем засыхающей грязи; если все ячейки удалить, таким же слоем оса покрывает место на стене, к которому они крепились. На более ранних этапах этого поведения подобную бессмысленность можно наблюдать в том, что пелопей продолжает охоту за пауками, которыми кормятся его личинки, и наполнение ими отдельно построенной ячейки и в том случае, если из нее удаляется тело первого паука с отложенным на него яичком (Фабр Ж.А., 1914).

Одиночная пчела халикодома амбарная на начальной фазе построения ячейки, которую она сооружает из пыли, смоченной быстро твердеющей

слюной, легко обнаруживает и устраняет разные повреждения дна и возводимых стенок своего строения. Эти же повреждения остаются без исправления на последующей фазе наполнения ячейки медом и пыльцой, несмотря на то, что вытекающий из них мед хорошо заметен. Затем «опять начинается каменная работа, так как здание надо повысить на один слой. Сделавшись опять каменщицей, займется ли пчела поправкой дна? Нет. Теперь ее занимает новый этаж, слои которого она сейчас же починила бы, если бы в нем случилось какое-нибудь повреждение, но что касается дна, то оно слишком давно сделано и слишком отодвинулось в прошлое. Да и строящийся этаж и следующие будут иметь ту же судьбу. Они находятся под бдительным надзором насекомого только пока строятся (Фабр Ж.А., 1914)».

Ж.А. Фабр (1914) приводит следующий пример: «Когда в мед была погружена соломинка, выступающая за края ячейки, пчела вытаскивала ее с большими усилиями, тащила ее сбоку или, помогая себе крыльями, тянула ее сверху. Она улетела как стрела с соломинкой, выпачканной медом, и далеко выбросила ее. Однако если этот опыт повторить в тот момент, когда халикодома, отложив в ячейку яичко, поворачивается, чтобы окончательно залепить оставленное узкое отверстие заранее припасенным комком «цемента», она удалять соломинку уже не будет. Она закрывает ячейку, строит крышечку и облепляет соломинку цементом. Много раз она совершает путешествия за цементом, нужным для укрепления крышечки, и каждый раз тщательным образом прилаживает цемент, не обращая внимания на соломинку, которая, стесняя рост будущей личинки, скорее всего, станет причиной ее гибели».

Такие факты наблюдений за насекомыми и другими животными свидетельствуют об автономности отдельных звеньев инстинктивного поведения, что проявляется в неспособности животного начинать снова уже сделанное, отклоняясь от тех занятий, в которые оно погружено в настоящий момент. При этом в пределах отдельных звеньев инстинкта животное способно к индивидуально гибкому поведению, вносит коррективы в свои

действия (Вилюнас В.К., 1986). Это еще раз подтверждает, что инстинкт – комплекс фиксированных действий животного организма.

Как отмечают Н.Н. Данилова и А.Л. Крылова (1989), в реализации жестко фиксированных двигательных программ инстинктивных реакций пусковую функцию выполняют внешние стимулы. Внешние раздражители, составляющие в своей совокупности пусковую ситуацию, получили название *«ключевые раздражители»*, или *релизеры* (разрешители). Каждый ключевой стимул запускает соответствующий ему комплекс стереотипных действий. Ключевые раздражители являются такими признаками внешней среды, на которые животные могут реагировать независимо от индивидуального опыта врожденным поведенческим актом. Для каждого ключевого стимула в центральной программе поведения существуют механизмы запуска соответствующей поведенческой реакции, реализация которой не зависит от последствий для организма. Таким образом, представляется, что пусковые стимулы воздействуют на поведение животных как бы принудительно, заставляя их выполнять определенные инстинктивные комплексы действий, невзирая на воспринимаемую животным общую ситуацию. Инстинктивные реакции наделяют животных набором адаптивных реакций, которые находятся в состоянии «готовности» и возникают при первой же их необходимости. Богатый набор инстинктов создает явные преимущества для ряда низших животных, но особенно для животных с коротким сроком жизни (например, насекомые) или лишенных родительских забот.

Раньше этологи полагали, что животные часто реагируют инстинктивно на специфические раздражители (Комлацкий В.И., 2005), которые стали называть сигнальными раздражителями (знаковыми стимулами). К. Лоренц и Н. Тинберген полагали, что в организме животного имеется какой-то внутренний механизм узнавания сигнальных раздражителей. Они назвали его врожденным пусковым механизмом (**ВПМ**). Такая концепция включает в себя три основных положения. Во-первых, этот механизм врожденный. Это, в свою очередь, предполагает, что и

распознавание сигнального раздражителя и реализация ответной реакции на него тоже врожденные и составляют видовую особенность животного. Во-вторых, врожденный пусковой механизм играет роль высвободителя ответа на сигнальный раздражитель. В-третьих, считается, что поведенческий ответ, высвобожденный с помощью ВПМ, стереотипен и является частью врожденного репертуара, выраженного комплексами фиксированных действий.

При этом представлялись и различия между комплексами фиксированных действий, т.е. инстинктами, и рефлексами. Основное различие заключается в том, что комплексы фиксированных действий могут быть высвобождены в ответ на различные раздражители, а рефлексы вызываются лишь специфическими стимулами. Второе различие ученые усматривают в том, что для выполнения комплекса фиксированных действий (инстинкта) животные должны испытывать мотивацию, а для рефлекторных действий этого не требуется. И третье отличие состоит в том, что комплекс фиксированных действий может проявиться и в отсутствие внешних раздражителей. В этом случае их называют холостыми действиями (Мак-Фарленд Д., 1988; Комлацкий В.И., 2005).

Д. Мак-Фарленд (1988) приводит пример анализа наблюдений с точки зрения ВПМ, заимствованное у Дж.П. Берендса (1950). «Мы располагаем важными данными в пользу представлений о том, что всякому пусковому механизму соответствует свой собственный сигнальный раздражитель. Например, роющая оса *Ammophyla adriaansei,* которая ловит гусениц и притаскивает их в гнездо в качестве пищи для своих личинок, может реагировать на гусеницу различным образом в зависимости от того, какой из ее инстинктов в этот момент будет активирован. Во время охоты она ловит гусеницу и парализует ее. Когда же гусеница оказывается около гнездового отверстия сразу после того, как оса открыла его, оса затаскивает ее внутрь. Но когда гусеница лежит близко к гнезду и оса заделывает вход в него, гусеница может быть использована как строительный материал. И, наконец,

если мы положим ее в «гнездовую шахту» в то время, когда оса строит гнездо, она выбросит гусеницу точно так же, как она поступает с другим мешающим ей предметом, например с кусочком корешка растения. Таким образом, один и тот же объект в зависимости от состояния животного вызывает у него различные ответы. Однако во всех этих ситуациях от гусеницы постоянно идут зрительные и химические сигналы к чувствительным органам осы, где они всегда трансформируются в импульсы. Отсюда следует, что именно активированный в данный момент инстинкт осы определяет, какие из этих импульсов будут на каком-то этапе».

Протекание инстинкта по К. Лоренцу и У. Крэгу, можно представить в виде схемы: эндогенное побуждение (потребность или мотивация) → ключевой (пусковой) стимул → комплекс стереотипных действий (последовательность двигательных актов) → «завершающий акт». Согласно современным представлениям относительно простые ключевые стимулы только запускают стереотипную реакцию по принципу «все или ничего», но никак не определяют детали ее реализации.

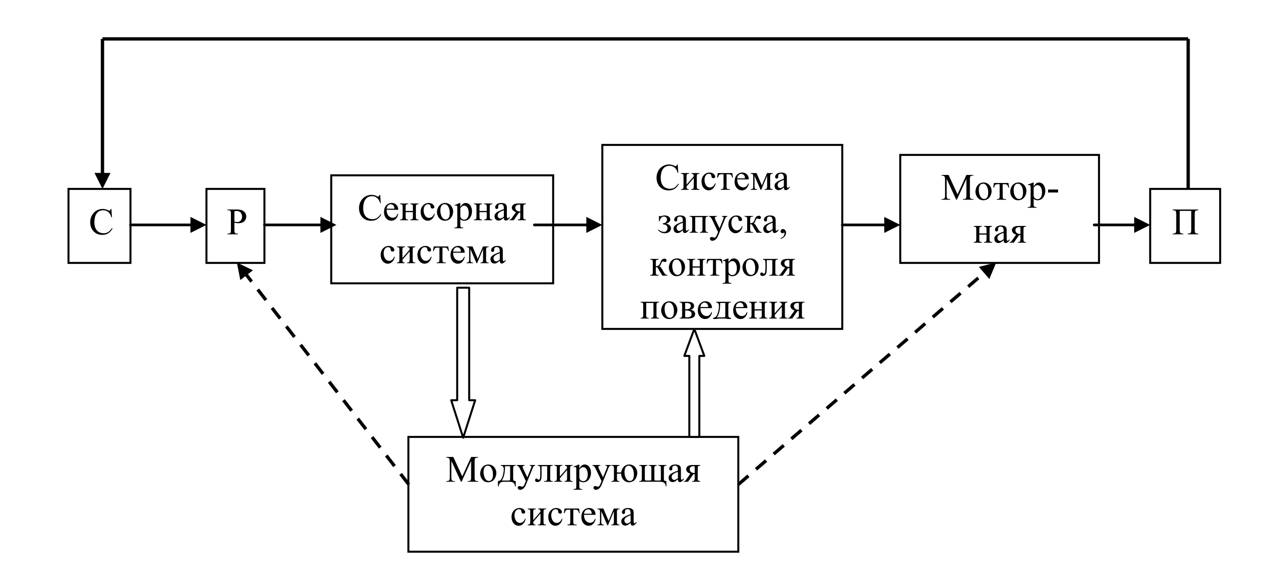


Рис. 6. Схема организации инстинктивного поведения по Н.Н. Даниловой и А.Л. Крыловой (1989): С – стимул, Р – рецепция, П – поведенческий акт; пунктирная линия – модулирующее влияние.

По представленной выше схеме (рис. 6), предложенной Н.Н. Даниловой и А.Л. Крыловой (1989), ключевой раздражитель может запускать соответствующую ему программу поведенческого акта на основе «жестких», генетически детерминированных синаптических связей между сенсорными и двигательными системами. При этом действие разворачивается по принципу «ключ — замок» и реализуется в стереотипном двигательном акте. Такой поведенческий акт осуществляется вне зависимости от общей внешней ситуации. Однако в организации сложного инстинктивного поведения значительную роль в перераспределении приоритетов реакций выполняют внутренние детерминанты поведения. Доминирующая потребность и возникшее на ее основе мотивационное возбуждение повышают чувствительность сенсорных систем, избирательно настроенных на внешние стимулы, адекватные данной потребности. При этом активируются нервные центры, связанные с формированием и запуском определенных программ двигательных актов, направленных на поиск ключевого раздражителя. В результате селективной настройки афферентных, центральных и эфферентных звеньев центральной нервной системы появление стимула, адекватного доминирующей потребности, становится эффективным для запуска определенного стереотипного рефлекторного акта.

Простая схема *"поисковое поведение - ключевые стимулы - завершающий акт ",* которую обычно используют для описания поведения, в чистом виде наблюдается только при выполнении относительно простых поведенческих актов. В качестве подобного простого поведенческого акта можно привести пример гигиенического поведения кошки. Поисковая стадия данного поведенческого акта начинает развиваться в тот момент, когда у кошки возникает потребность в мочеиспускании или испражнении, и заключается в том, что животное отправляется искать участок с достаточно рыхлым грунтом, чтобы в нем выкопать ямку. В природных условиях такое место может находиться на некотором расстоянии от местоположения

кошки в данный момент, грунт может быть самым разным, большое значение в поиске имеет и предварительный опыт кошки. Когда необходимое место, играющее роль ключевого раздражителя, найдено, вступает в силу завершающий акт, в виде фиксированного комплекса действий. Кошка выкапывает ямку, мочится или испражняется и затем закапывает ее. В природных условиях это "действие" направлено на то, чтобы не оставлять после себя специфического запаха. Однако в условиях квартиры кошки часто производят процедуру закапывания в кювете, лишенной какого-либо субстрата, или вообще на голом кафельном полу. Подобная "бессмысленность" данного поведенческого акта как раз и показывает жесткую инстинктивную обусловленность фиксированного комплекса действий, представляющего собой его завершающий акт.

Подобные простые акты поведения из общего поведенческого репертуара животного удается вычленить достаточно редко. Чаще всего каждый акт поведения, развивающийся по классической схеме, оказывается включенным в более сложную систему. Так, например, в некоторых случаях поисковое поведение приводит не к завершающему акту, а к такому сочетанию раздражителей, которое стимулирует следующую фазу поискового поведения. Например, у мухоловки-пеструшки после создания пары завершающему акту в виде спаривания предшествует период ухаживания. После спаривания начинается следующая стадия поискового поведения - строительство гнезда, затем откладка яиц, насиживание, выкармливание птенцов и т.д. Для определения таких форм многостадийного поискового поведения ученик Н. Тинбергена, Берендс ввел понятие *"иерархии поискового поведения»*.

Интересно, когда цепочка *"поисковое поведение* - *ключевые стимулы* - *завершающий акт "* прерывается, дальнейшее развитие поведения зависит от того, на какой стадии инстинктивного акта, поисковой или завершающей, произошел этот обрыв. Это доказывают опыты Ж.А. Фабра на примере самки осы сфекса. Ему было известно, что оса втаскивает сверчка в вырытую норку

только за усики. Пока самка сфекса копала норку Фабр обрезал такому парализованному сверчку усики. Вылезшая из норы оса оказывалась совершенно беспомощной и даже не делала никаких попыток втащить сверчка в норку, захватив его за какую-либо другую часть тела. В результате оса снова отправилась на поиски сверчка, для которого ей пришлось копать новую норку. Фактически ей пришлось заново осуществлять всю последовательность действий, и, поскольку Фабр больше не вмешивался в ее деятельность, осуществить данный инстинктивный акт ей удалось.

В другом эксперименте Фабр на глазах у осы вытащил парализованного сверчка из норки, но она возвратилась к норке и, несмотря на отсутствие там сверчка, замуровала ее. Вылупившаяся личинка должна неминуемо погибнуть, но это было уже вне действия инстинкта сфекса, механически повторяющего одни и те же манипуляции на протяжении тысяч поколений.

Таким образом, в первом случае, разрыв цепочки инстинктивных действий привел к тому, что животное начало всю процедуру сначала. Во втором же, поскольку основная последовательность действий осой уже была выполнена, она довела до конца завершающий акт поведения.

Наряду со строго рефлекторным проявлением многих инстинктивных действий в ответ на ключевой стимул, в ряде случаев они проявляются спонтанно. Классическим примером спонтанного проявления инстинктивного действия, возникающего в обычных условиях в ответ на специфический стимул, является наблюдение К. Лоренца за поведением ручного скворца. Последний был воспитан в изолированных условиях и не имел возможности выполнять стереотипную видоспецифическую реакцию, т.е. завершающий акт пищедобывательного поведения, заключающийся в поимке на лету насекомого. Постепенно птица стала все более и более неразборчиво реагировать на внешние раздражители, пытаясь преследовать их, что свидетельствует о снижении порога реакции. Если адекватные раздражители - насекомые - так и не появлялись, то в их отсутствие

наблюдалась полная последовательность движений, необходимых для их поимки. Скворец неожиданно взлетал, щелкал клювом в пустоте, возвращался на жердочку, выполнял характерные движения, которыми обычно умерщвляется насекомое, и, наконец, "глотал муху". По выражению К. Лоренца, реакция происходила в этом случае "вхолостую". Подобное этому поведение было описано Хайндом на примере канарейки. Лишенная материала для строительства гнезда, птица переносила и вплетала несуществующие травинки в несуществующее гнездо. Данные примеры иллюстрируют возможность существенного снижения порога инстинктивных действий, если они долго не совершались в силу каких-то причин.

Для многих случаев характерно повышение порога реагирования, когда соответствующая реакция воспроизводится с трудом или вообще не воспроизводится. Например, в начале сезона размножения брачные позы и демонстрации самцов вызывают ответную реакцию только у самок, уже готовых к размножению, тогда как, например, у молодых самок они не вызывают никаких реакций. Вместе с тем зимой брачные демонстрации перестанут быть эффективными даже для взрослых самок.

Последующий анализ показал, что все сложные поведенческие акты в той или иной степени содержат как спонтанные, так и рефлекторные элементы. В действительности очень трудно бывает установить, до какой степени отдельные элементы поведения спонтанны или же вызываются внешними стимулами

Первоначальная картина принципов нейронной организации поведенческого акта сложилась в результате исследований на низших животных. Существенным достижением для понимания механизма запуска стереотипных действий, реализации «моторных программ» было открытие командных нейронов - клеток, активация которых запускает соответствующий поведенческий акт, однако сами они не являются мотонейронами. В 1964 г. К. Вирсма с сотрудниками описали на золотой рыбке гигантские интернейроны, разряд которых определял активность

целой популяции мотонейронов, реализующих движение плавников, хвоста и тела животного при избирательном поведении. Позже было показано, что организация полета насекомых, пение цикад, пищевое и оборонительное поведение моллюсков также реализуются командными клетками, большинство из которых на беспозвоночных животных удалось идентифицировать. В настоящее время накопились данные о том, что некоторые формы поведения млекопитающих также организуются по командному принципу. Из работ на беспозвоночных известно, что видоспецифичность коммуникационных сигналов обусловливается генетически детерминированной центральной программой, носителями которой являются командные пейсмекерные (ритмоводительные) нейроны, управляющие ритмическими двигательными актами. По мнению В. Л. Свидерского, такие пейсмекерные нейроны управляют центральными программами пения, полета и ходьбы.

А.А. Иванов (2007) также объясняет разнообразие «самозапускающихся» инстинктов функциональной специфичностью разных групп нейронов в центральной нервной системе животных. Так, у голубя за счет искусственной электростимуляции тех или иных групп нейронов промежуточного мозга можно получить широкую гамму фиксированных поведенческих действий – от гнездования до страха. У курицы в стволе головного мозга выявлен ряд зон, электрическая активация которых высвобождает строго фиксированные действия птицы. Причем изменением характеристик тока (силы, частоты) при раздражении одной и той же зоны добиваются смены поведения от легкого беспокойства до панического страха, бегства и взлета.

В современной литературе описаны случаи, когда наследственно предрасположенная центральная программа может изменяться по интенсивности и полноте своего завершения. Это объясняется тем, что гены-переключатели могут влиять на пороги поведенческих актов как за счет прямого действия на нервные центры, так и непосредственно на обмен

веществ или секрецию гормонов. Все эти факты говорят о том, что введенное этологами понятие «комплекс фиксированных действий» не является абсолютным, обозначающим обособленную жесткую форму поведения. Частота и форма комплекса фиксированных действий могут меняться как под действием наследственных факторов, так и среды. Дискретные фиксированные акты в естественных условиях могут объединяться в сложные цепи, которые лежат в основе целенаправленного поведения при размножении, гнездовании, коммуникации, защите зоны обитания и других жизненных актах. Наличие таких стереотипных, сразу же готовых к реализации двигательных реакций является очень важной основой адаптации животных.

Однако в структуре сложного инстинктивного поведения, кроме стереотипных реакций, выделяют пластичные формы реагирования. Иными словами, в структуре инстинктов предусмотрены механизмы внутренней активности, «собственной инициативы» выбора поведения. Эта инициатива проявляется, прежде всего, в активном поиске животным необходимых пусковых ситуаций и выборе наиболее эффективных способов для выполнения поведенческого акта. Поэтому ученые в инстинктивном поведении выделяют *поисковую* фазу (подготовительную) и *завершающую* (исполнительную) (Зубко В.Н., 1992). Поисковая фаза поведения характеризуется переплетением врожденных и приобретенных компонентов поведения. Завершающая фаза отличается жесткой стереотипностью, а индивидуальный опыт оказывает незначительное влияние. Например, голод вызывает пищедобывательную реакцию, проявляющуюся в двигательном беспокойстве и активности органов чувств, а конечная фаза проявляется в жевании и глотании пищи. Реализация поведенческих реакций получает субъективное отражение в виде эмоциональных переживаний (психического), вызывающих изменения кровяного давления, ритма дыхания, мимики, позы и т. п.

Виды инстинктов. П.В. Симонов (Зубко В.Н., 1992; Лысов В.Ф., Максимов В.И., 2004) сложнейшие безусловные рефлексы – инстинкты – разделил на три основные группы, представленные в схеме на рис. 7.

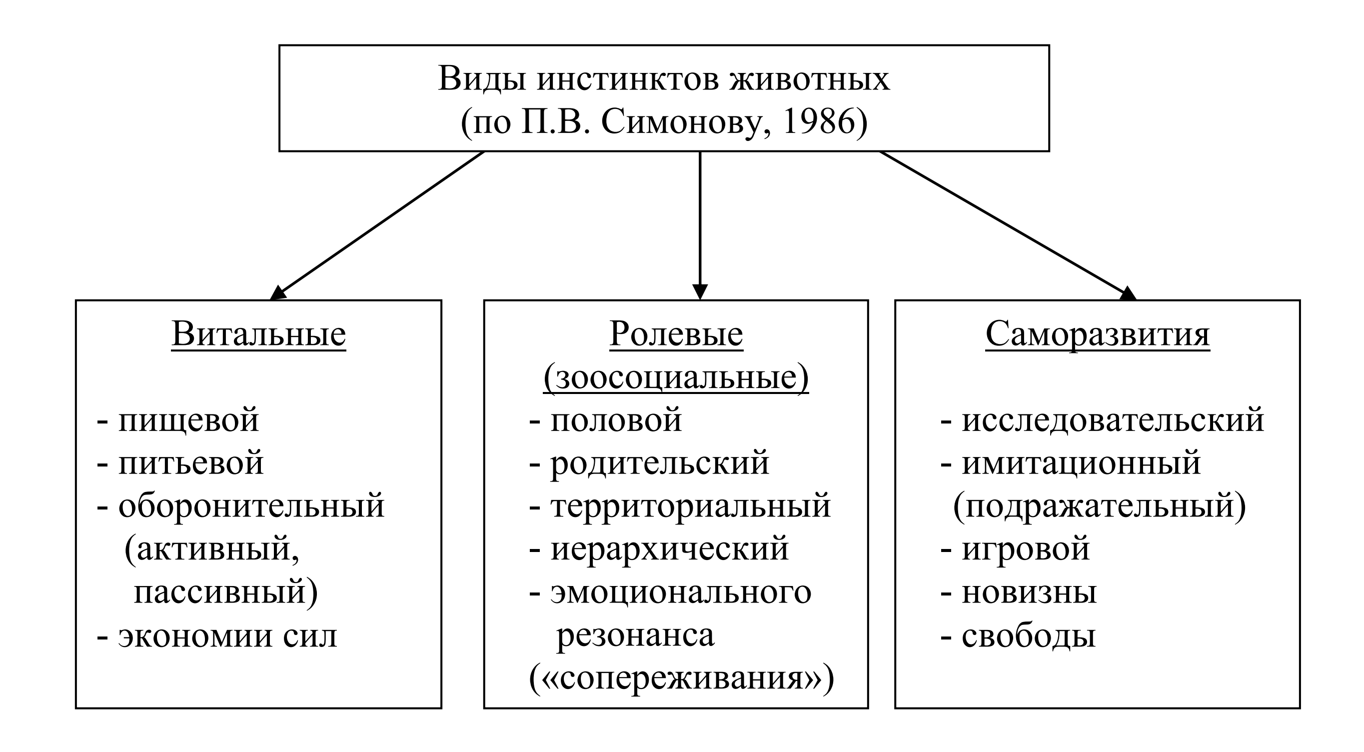


Рис. 7. Виды инстинктов.

Витальные безусловные рефлексы обеспечивают индивидуальное и видовое сохранение организма; неудовлетворение потребности ведет к гибели особи; реализация потребности не требует участия другой особи. *Ролевые* безусловные рефлексы могут быть реализованы только путем взаимодействия с другими особями своего вида.

Безусловные рефлексы *саморазвития* ориентированы на освоение новых пространственно-временных сред, обращены в будущее. Они самостоятельны и не выводятся из других потребностей организма. Например, рефлекс свободы осуществляется независимо от того, какая потребность первично вызвала поведение и какова цель, на пути которой возникла преграда. Именно препятствие служит адекватным раздражителем для проявления реакции преодоления – рефлекса свободы. Он выражается в

сопротивлении принуждению, как, например, при попытке впервые надеть собаке намордник.

Свойства инстинктов:

1. видовая специфичность – комплекс фиксированных действий, запрограммированных генетически для каждого конкретного вида живых существ;
2. наследственность – передаются по наследству;
3. включаются на специфический раздражитель окружающей среды или внутренние потребности организма;
4. в процессе онтогенеза инстинкты формируются, изменяются, исчезают;
5. требуют обучения.

Инстинкт — это целостный поведенческий акт, который реализуется внешними и внутренними причинами (потребностями) и включает подготовительные и исполнительные рефлексы, действие одного рефлекса является раздражителем для другого. Например, забота суки о щенках проявляется в целом ряде действий: она перегрызает пуповину при рождении, облизывает их, кормит, обогревает, защищает. Благодаря инстинктам, сформированным тысячами предшествовавших поколений, новорожденные животные уже с самого появления на свет способны реагировать на некоторые влияния внешней среды таким же целесообразным поведением, как и их родители. У взрослой собаки проявление инстинктов всегда усложняется приобретенным опытом. В приобретении навыков молодыми животными большую роль играют родители. Они обучают свое потомство отличать в огромном разнообразии окружающей среды раздражители, способствующие или препятствующие удовлетворению жизненно важных потребностей. В дальнейшем каждое животное пополняет свой опыт самостоятельно. В зависимости от условий жизни оно приобретает нужные условные рефлексы. Они дополняют и усложняют инстинкты, вносят

поправки в поведение в соответствии с возникающими изменениями среды. В связи с этим у животных развилась способность учиться, использовать в поведении «личный» опыт. В основе этой способности лежат условные рефлексы, благодаря которым и возможна дрессировка.

Ниже представлена схема значения и формирования инстинкта в течение жизни индивида (рис. 8), в которой отражены основные моменты, обсуждаемые выше.



Рис. 8. Значение и роль инстинктов в выживании особи и вида в целом.

Из предложенной схемы (рис. 8) видно, что инстинкты – сложные безусловные рефлексы – дополняются условнорефлекторными компонентами в результате приспособления животных к конкретным для каждой особи условиям обитания. Стационарные изменения возбудимости (доминанта) нервных центров безусловнорефлекторных компонентов инстинкта определяют направление биологической адаптации организма в различные периоды его жизни. Основным критерием, отличающим инстинктивное поведение от не-инстинктивного, является больший удельный вес безусловнорефлекторных компонентов по сравнению с условнорефлекторными в формировании данного типа поведения.

Развиваемое представление о физиологической природе инстинктов, вытекающее из современных данных, главным образом отечественных исследователей, объясняет ряд сторон инстинктивной деятельности животных. Прежде всего, становится понятной поражающая на первый взгляд "целесообразность" инстинктивных актов поведения, так как она определяется не только результатом естественного отбора врожденных компонентов инстинкта в предшествующих поколениях, но и результатом индивидуального опыта каждой особи, приспосабливающей свой врожденный шаблон поведения к конкретным условиям жизни.

Характерной чертой большинства инстинктов является приуроченность их к определенным возрастным или сезонным периодам. При этом проявление многих инстинктов коренным образом изменяет весь стереотип жизни животного. Миграционные, половые инстинкты, а также инстинкты размножения занимают определенные длительные периоды в жизни животных. В основе этого стационарного инстинктивного поведения лежит появление в центральной нервной системе стойких очагов повышенной возбудимости – доминанты.

Рассматривая значение принципа доминанты, А.А. Ухтомский подчеркивал, что накапливающаяся длительная стационарная активность центров нервной системы, обусловливая снижение порогов возбудимости

одних реакций и торможение других, является механизмом, обеспечивающим стабильность поведения животного соответственно основным биологическим фазам его жизни. В основе возникновения того или другого очага стойкого повышения возбудимости в центральной нервной системе, приводящего к проявлению определенного инстинкта, лежит действие гуморальных факторов (гормонов). Половые инстинкты реализуются на фоне повышенной активности половых желез. Родительские инстинкты млекопитающих и птиц обусловливаются определенными гормональными сдвигами, при которых существенную роль играет усиленная секреция передней долей гипофиза гормона пролактина.

Влияние гормонов на инстинктивную деятельность. Роль "специфической энергии" в осуществлении инстинктивных действий в значительной степени выполняют гормоны. Они, в частности, играют большую роль в сезонных изменениях поведения животных. Последние же, как показывают многочисленные современные исследования, тесно связаны с сезонным циклом деятельности желез внутренней секреции, таких как надпочечники, гипофиз, щитовидная железа, половые железы. Железы внутренней секреции во многом определяют уровень состояния организма, его *доминантное* состояние или состояние *аппетенции.* Под этими состояниями понимают особую направленность деятельности организма, когда любой раздражитель из внешней или внутренней среды вызывает определенный цикл реакций: пищедобывательную деятельность, половое поведение, гнездостроение, стремление к миграциям и т.п. Гормональные изменения в организме во многом зависят от действия внешних факторов: температуры среды, питания, наличия особей другого пола, ландшафта и т. д., но проявляются циклически независимо от факторов внешней среды. Так, например, содержание большинства видов диких животных в помещениях с постоянной температурой в течение года не устраняет у них свойственных весеннему сезону изменений обмена веществ. Однако выделение *гипофизом*

и половыми железами гормонов, определяющих поведение животного в период размножения, в большой степени зависит от длины светового дня.

У многих позвоночных, обитающих в умеренной зоне северного полушария, при искусственном содержании в условиях характерного для зимы короткого светового дня, не обнаруживается нормальной весенней активности этих желез, даже если весна давно наступила. Но если тех же животных содержать при постепенно увеличивающейся длине дня или при постоянных сутках с 16-часовым днем и 8-часовой ночью, их гипофиз и половые железы начнут выделять гормоны - животные станут размножаться даже среди зимы.

Факторы внешней среды оказывают совершенно неодинаковое влияние на состояние животных разных видов. Так, например, освещение вызывает активизацию полового поведения, повышает образование спермы у многих куньих - хорька, норки. У зимоспящего грызуна бурундука такие же изменения можно наблюдать только при воздействии сравнительно высокой температуры среды.

Данные научных исследований свидетельствует о значении гормонов для протекания инстинкта размножения. Известно, что поведение, связанное с размножением, контролируется целым набором гормонов, вырабатываемых половыми железами и гипофизом. Некоторые гормоны гипофиза стимулируют выделение в первую очередь половых гормонов, совместное же действие тех и других проявляется по-разному. Такие формы поведения, как брачные игры, бои между самцами, охрана гнезда, проявляются у большинства животных, как правило, только в том случае, если и половые гормоны и гормоны гипофиза поступают в организм в соответствующей последовательности.

Изменения поведения, связанные с изменением уровня половых гормонов, хорошо иллюстрирует феномен так называемой *ложной беременности,* хорошо известный многим владельцам собак и других домашних животных. Это явление возникает вследствие того, что вскоре

после овуляции, на месте фолликула, из которого вышла яйцеклетка, начинается рост так называемого желтого тела. Оно представляет собой специфическую эндокринную железу, выделяющую гормоны, обеспечивающие нормальный ход беременности, родов, лактации, материнского поведения и т.д. У собак и многих других хищных млекопитающих рост желтого тела происходит независимо от того, была самка оплодотворена или нет. Гормоны, выделяемые этой железой, вызывают в организме неоплодотворенной самки изменения, аналогичные тем, которые развиваются при беременности. Такое состояние называется ложной беременностью и в большей или меньшей степени возникает у всех самок. У собак симптомы ложной беременности проявляются следующим образом. Через 1,5-2 месяца после очередной течки незначительно набухают молочные железы и делается рыхлой слизистая оболочка влагалища. В некоторых случаях, особенно если вязка была, но беременность в силу каких-либо причин не наступила, или в доме есть щенки у другой суки, котята у кошки, а иногда и грудной ребенок у хозяйки, симптомы ложной беременности становятся более явными. По истечении срока, приблизительно соответствующему сроку нормальной беременности, в крови суки снижается уровень прогестерона и повышается уровень пролактина. Благодаря действию этих гормонов у суки появляется молоко, начинает проявляться материнский инстинкт, а в некоторых случаях развиваются "ложные роды". Этот процесс очень похож на настоящие роды: сука устраивает гнездо, тяжело дышит, иногда у нее даже возникают элементы потуг, сопровождающиеся выделением слизи. Дальнейшее поведение суки весьма напоминает послеродовое. Она становится беспокойной, скулит, отказывается от корма, неохотно выходит на прогулку и затем очень спешит домой. Некоторые суки переносят в определенное место предметы, похожие на щенков (игрушки, домашние тапочки), затем ложатся около них, и принимают позу как во время кормления щенков. При наличии щенков у одной суки другая стремится залезть к ним, а иногда даже перетаскивает их к

себе. Если в этот момент к суке подложить щенков, она начинает ухаживать за ними и кормить. Когда в доме содержится несколько сук, а щенков рожает только одна, другие могут принять полноценное участие в их выкармливании, что часто и происходит. Возможно, что биологический смысл ложной беременности заключается именно в этом. При жизни собак в стае у них обычно возникает синхронизация циклов. Но в то же время щенки бывают чаще всего у одной, главной суки, изредка у двух. Участие же многих членов стаи в выкармливании щенков может спасти им жизнь при гибели или болезни матери.

Степень проявления ложной беременности, по-видимому, связана с различным уровнем секреции пролактин-ингибирующего фактора, образующегося в гипоталамусе. Непосредственное удаление отдельных эндокринных желез или угнетение их функции введением определенных лекарственных веществ также приводит к значительным изменениям поведения. Так, например, кастрация в большой степени снижает половую активность. Однако исчезновение половых реакций после кастрации происходит не сразу, а лишь спустя несколько месяцев. Это связано с тем, что половые гормоны, помимо семенников и яичников, продуцируются целым рядом эндокринных желез.

В то же время, половая активность у кастрированных животных может быть восстановлена введением самцам андрогенов (мужских половых гормонов), а самкам - эстрогена (женского полового гормона). С помощью этих же гормонов можно спровоцировать половую активность вне сезона размножения. Этот метод довольно часто используется при разведении животных в неволе.

Важно отметить, что введение половых гормонов вызывает больший эффект у низко организованных млекопитающих, например у крыс, морских свинок, нежели у высших, как, например, у обезьян. Это объясняется большим участием нервной системы в половом поведении высших организмов. Поэтому можно сделать общий вывод (по крайней мере, по

отношению к половому поведению), что в процессе эволюции роль гормонального компонента в регуляции полового инстинкта снижается, а роль нервной системы возрастает. Сохранение половой активности при выпадении гормонального фактора (в старости или после операции кастрации) выражено у человека.

Кроме специфических гормонов, оказывающих влияние на отдельные стороны поведения (например, половое), некоторые эндокринные железы вырабатывают неспецифические активизирующие гормоны. К таким гормонам, определяющим общее состояние напряжения функций организма (стресс), относятся так называемые 1,7-кетостероидные вещества, выделяемые из мочи как мужского, так и женского организма. Эти гормоны образуются как в коре надпочечников, так и в половых железах. Их роль очень велика, они участвуют в регулировании и удержании солей натрия, регулировании обмена углеводов и деятельности половых желез. Выделение 1,7-кортикостероидов регулируется гормонами гипофиза, в свою очередь тесно связанного в своей функции с центральной нервной системой.

Другим источником внутренних стимулов являются рецепторы. Так, например, чувствительные нервные окончания, расположенные в стенках мочевого пузыря, сигнализируют об их возросшем натяжении и, следовательно, переполнении органа, что вызывает у животного позывы к мочеиспусканию. Сходным образом, когда дыхательные центры продолговатого мозга сигнализируют об избытке углекислоты в крови, дыхание учащается. Функции многих аналогичных внутренних датчиков также непосредственно связаны с поведением.

В большинстве случаев инстинктивное поведение развивается под воздействием гормонов и раздражении рецепторов одновременно. Примером может служить кормление птенцов у голубей. Взрослые птицы кормят свое потомство, отрыгивая "зобное молочко" - богатое протеинами вещество, которое вырабатывают железы зоба. Зимой эти железы бездействуют, но когда гипофиз начинает выделять гормон пролактин, они

активизируются. А так как время кормления птенцов совпадает у голубей с повышением содержания пролактина в крови, можно было бы подумать, что именно данный гормон контролирует процесс столь специфического кормления. На самом же деле пролактин провоцирует отрыгивание лишь постольку, поскольку способствует наполнению зоба "зобным молочком", а сам процесс кормления происходит только в том случае, если птенец силой своей тяжести слегка надавит на зоб одного из родителей. Таким образом, именно одновременное присутствие птенцов и натяжение зоба вызывают у родителей акт кормления.

Детальное изучение любого инстинктивного поведения показывает, что оно представляет поразительно сложную цепь больших и малых действий. Поведение многих птиц в период размножения начинается с того, что самец занимает территорию и изгоняет соперников, после чего к нему присоединяется самка. За этим следуют спаривание, постройка гнезда, насиживание яиц и, наконец, выкармливание птенцов. Все эти процессы запускаются удлинением светового дня, которое стимулирует деятельность гипофиза; но реакция гипофиза - всего лишь первое звено в длинной цепи репродуктивных фаз. Чтобы понять всю последовательность цикла поведения, необходимо, очевидно, знать не только, что послужило первым толчком, но и то, каким образом птица в соответствующее время включается в нужную фазу.

Примером может служить один из этапов воспроизводительной активности - постройка гнезда. Самка канарейки, как и многие другие певчие птицы, строит гнездо в два этапа. Сначала из травинок или чего-нибудь похожего строится основная чаша гнезда, которая позже выстилается перьями. По мере того как работа движется вперед, птица собирает все меньше травы и больше перьев. Многочисленными экспериментами было показано, что гнездостроительная деятельность в целом находится под контролем женских половых гормонов. Однако переключение с травинок на перышки регулируется не самим гормоном, а внешними раздражителями.

Когда самка в перерывах между собиранием строительного материала отдыхает в гнезде, она натыкается на жесткие соломинки. В другое время птица не была бы так чувствительна к этому неудобству, но по мере приближения времени откладки яиц она начинает терять перья на брюшке. Выпадение перьев вызывает гормон, выделение которого обусловлено присутствием самца и самим процессом постройки гнезда. Взаимодействие этих факторов и приводит к образованию, так называемого наседного пятна, в виде участка гиперемированной кожи. Наседное пятно усиленно снабжается кровью, в силу чего самка в процессе насиживания получает возможность согревать яйца. По мере строительства гнезда наседное пятно делается все более чувствительным к прикосновению. В результате стимулирующее воздействие со стороны гнезда возрастает, и самка переключается на собирание перьев. Выстилая чашу гнезда этим мягким материалом, птица, естественно, избегает неприятных ощущений.

Это лишь один из многих процессов, контролирующих правильное протекание воспроизводительного поведения. Весь механизм в целом прекрасно согласован: выделение гормонов и внешние стимулы, непрерывно взаимодействуя, приводят на каждом этапе к нужному поступку.

Методы изучения инстинктов. При изучении инстинктов используют такие же методы этологических исследований, которые были описаны в главе 1 (классические и современные), но имеются свои особенности.

Метод наблюдения и регистрации - наиболее общий и распространенный метод исследования инстинкта как формы поведения животных. Описание поведения животного, сопоставление его особенностей у разных видов, установление характера поведения в зависимости от сезонов года, времени суток, наличия других животных и т. д. для многих поколений ученых явилось основным приемом изучения инстинкта. Эти методы не могли осветить таких вопросов, как происхождение инстинкта,

физиологические механизмы, которые лежат в его осуществлении, роль унаследованных элементов и приобретенных в типичном для данного вида поведении, и т.д. Однако, благодаря этому методу, были собраны важные сведения, в дальнейшем положенные в основу учения о природе инстинкта.

Метод эксперимента. Если естествоиспытатели XVIII в. ограничивали изучение инстинкта простым наблюдением и сопоставлением этих наблюдений на различных видах, то в XIX в. большое место в работах натуралистов начинает занимать эксперимент. Исследователи намеренно ставят перед изучаемыми ими животными ряд задач, искусственно создают для них различные жизненные ситуации, что позволяет ответить уже на многие вопросы происхождения отдельных инстинктивных действий. В дальнейшем развивается и техника наблюдения, которая в связи с развитием приборостроения, кино и фотографирования, а также большого числа физико-химических методов становится на путь совершенно объективной регистрации поведения животных. Оснащение техническими средствами не только повысило точность регистрации, но и имело положительную сторону, что отбросило неизбежное при произвольных описаниях субъективное толкование исследуемых явлений.

Такие проявления жизни животных, как прием пищи и пищедобывание, игра, поведение при спаривании, материнское поведение, стали предметом регистрации с количественной оценкой во времени и пространстве, регистрации физических и химических изменений в окружающей среде (вместо субъективных оценок наблюдателя, невольно сопоставлявшего их с проявлениями ощущений и переживаний человека). Это не значит, что наблюдение простым глазом и регистрация наблюдаемых явлений потеряли свое значение. Многие проявления деятельности приходится изучать именно таким образом, однако фиксация наблюдаемых явлений стала более объективной.

Метод этограмм. Наибольшее место в наблюдениях инстинктивной деятельности занимает последовательное изучение (регистрация)

двигательных актов животного в определенной жизненной ситуации. Такой прием получил наименование *"каталогизации"* поведения или составления *этограмм.* Обычно техникой такой регистрации служит киносъемка, на основании которой составляют ряд схем, характеризующих типичные формы поведения животного. Особенно большое место такой метод занимает при изучении так называемых выразительных форм поведения. Это направление исследования ведет свое начало от работы Ч. Дарвина "О выражении ощущений у человека и животных", которая для своего времени была прогрессивной и позволила производить анализ проявлений общности выражений ощущений у животных и человека и заложила прочный фундамент для изучения эволюции поведения.

Этограммы могут быть представлены в виде таблицы признаков, совпадающих и не совпадающих у разных животных, признаков, характеризующих поведение представителей данного вида в отдельные периоды биологического цикла (питание, спаривание, выращивание молодняка, стадные отношения и др.). На основании сопоставления таких таблиц выделяются отдельные типичные элементы поведения и изучается их наследование, мутационная изменчивость и т. д. При сопоставлении этограмм как объективных критериев видовых форм поведения этологи ставят также задачи исследования онтогенеза и филогенеза отдельных его форм, происхождения более сложных из более простых.

Метод хронометража. Качественный прием характеристики инстинктивного поведения, описанный выше, дополняется также и количественным, в основе которого лежит изучение протекания реакций во времени. Для этого применяется метод хронометража, когда определенные двигательные акты фиксируются во времени либо визуально, либо с помощью специальной аппаратуры. Наиболее простым примером такой регистрации поведения является изучение суммарной двигательной активности животного в течение суток, в разные сезоны года, в разных условиях среды.

Техника регистрации при хронометрировании поведения очень разнообразна и зависит от задачи исследования, объекта и оснащенности исследователя. Применяются метод графической регистрации (на механической, электрической или радиоэлектрической основе), метод визуального наблюдения и механической регистрации специальными отметчиками и счетчиками, записи акустических явлений и т.д. Как известно, этологический метод предполагает регистрацию и всесторонний анализ большого числа единиц поведения, для чего необходимы четкая идентификация актов поведения и поз, а также система их классификации. С этой целью были созданы "Этологические атласы".

Все приемы наблюдений и регистрации поведения животного имеют значение для установления видовых (таксономических) различий поведения или отдельных его элементов, установления их особенностей протекания в природе. Однако они не могут решить одного из важнейших вопросов, стоящих перед исследователем инстинкта, - вопроса о происхождении того или другого элемента поведения, двигательного акта или всей сложной деятельности в целом. Необходимость решения этого кардинального вопроса заставила исследователей разработать специальную методику изучения инстинктов путем выделения элементов врожденного поведения. Были предложены следующие методы исследований.

Метод изоляции новорожденного. Наиболее важное значение для выявления врожденных элементов поведения из наблюдающегося в естественных условиях жизни сложного их сочетания получил *метод изоляции новорожденного от определенных факторов внешней среды, или так называемый метод Каспар-Хаузера.*

Применение подобного метода встречалось в глубокой древности. Легендарный законодатель древней Спарты Ликург поместил двух щенков одного помета в яму, а двух других вырастил на воле в общении с другими собаками. Когда собаки подросли, он в присутствии большого стечения народа выпустил зайца. Щенок, воспитанный на воле, бросился за зайцем,

поймал и задушил его. Щенок, воспитанный в полной изоляции, трусливо бросился бежать от зайца. Этот опыт имел большое значение для понимания роли воспитания в формировании характеров. Несмотря на легендарный характер самого опыта, он был неоднократно повторяем в разных вариантах в павловских лабораториях, где подтвердились основные "выводы" Ликурга. Как прием изоляции организма от внешних раздражителей этот эксперимент сохранил все свое значение до наших дней и стал основой изучения врожденного, независимого от условий воспитания и внешней среды поведения организмов. После наблюдений Ф. Кювье над бобренком, этот метод применялся в огромном количестве исследований. В опытах Сполдинга птенцы ласточки содержались в тесных клетках, которые исключали всякую возможность полета или упражнения в движениях крыльями. Несмотря на это, ласточки, выпущенные в тот период развития, когда они нормально должны летать, летали так же, как их сородичи в этом же возрасте.

К.Л. Морган (1899) описал случай, когда взятые слепыми из гнезда и выращенные в комнате белки брали орехи, клали их на ковер и совершали движения "закапывания" их в землю. После совершения определенного числа движений закапывания белка принималась за новый орех, и все начиналось сначала. В этом случае налицо имелся пищевой материал (орехи), который в естественных условиях при запасании корма закапывается.

Метод муляжа. Четвертым методическим приемом, широко используемым при изучении инстинктивного поведения в эксперименте и отчасти в природе, является *метод муляжей.* Муляж имитирует природные раздражители и хорошо известен охотникам, применяющим модели уток или такие звуковые раздражители, как манки. К группе методических приемов муляжирования относится воспроизведение как моделей животных и растений, так и пищевых веществ, запахов и звуков, имитирующих природные раздражители. Метод имитирования природных взаимоотношений широко распространен в экспериментальной биологии. Он

широко применялся еще Фабром в наблюдениях над насекомыми. Интересными фактами, установленными с помощью муляжей, являются факты усиления врожденных реакций или их ослабления при соответствующем усилении или ослаблении контрастности цветов раздражителя (например, более яркое оперение муляжа птицы-партнера при половом поведении), при действии запахового раздражителя большей интенсивности, чем природный и т. д. Эти факты представляются важными для изучения проблем физиологической адекватности раздражителей, значения силовых отношений природных раздражителей.

Наибольший интерес с этой стороны представляет описание полового поведения самца колюшки на приближение к нему различных искусственных моделей самки. Если модель (даже весьма грубая по оформлению) имеет расширение в области брюшка, то со стороны самца колюшки наблюдается реакция ухаживания. Если модель самки не имеет этого расширения (имитирующего наличие неоплодотворенной икры), то реакция ухаживания отсутствует или даже может наблюдаться агрессия. В этом случае применение муляжа, лишь в какой-то степени имитирующего живой биологический объект, вызывает более интенсивную реакцию, чем натуральный раздражитель - самка с менее раздутым брюшком.

Для изучения инстинкта используются также методы, применяемые физиологами – например, метод разрушения и раздражения отдельных частей мозга (центральной нервной системы), метод изучения гормональных влияний или действия фармакологических препаратов на проявления инстинкта.

Методически изучение инстинктивной деятельности представлено в настоящее время довольно широко. По существу для исследования инстинкта применяются все современные методы изучения поведения, высшей нервной деятельности, нейрофизиологии, эндокринологии и физиологии анализаторов. Однако, тем не менее, далеко не все методы

являются применимыми для наблюдения над различными формами инстинктивной деятельности.

Таким образом, большой вклад в изучение инстинктивного поведения внесли именно этологи, т.к. эта наука с самого начала была ориентирована на изучение поведения животных в естественной среде их обитания, причем преимущественно на его инстинктивную сторону. Их несомненным достижением является то, что от общих рассуждений они перешли к последовательному и объективному изучению реакций животного с качественной и количественной их регистрацией. Одновременно с этим тщательному анализу подвергается и его среда обитания, оказывающая активирующее или, наоборот, тормозящее влияние на соответствующие двигательные акты.

Вопросы для самоконтроля:

1. Что такое инстинкт?
2. В чем сущность гидравлической модели поведения по К. Лоренцу?
3. В чем сущность иерархической теории поведения по Н. Тинбергену?
4. Что такое мотивация?
5. Что понимают под термином «ключевые раздражители»?
6. В чем основное отличие инстинктов от рефлексов?
7. Представьте цепочку протекания инстинкта по К. Лоренцу и У. Крэку.
8. Приведите пример спонтанного проявления инстинктивного поведения.
9. Какие виды инстинктов Вы знаете?
10. Перечислите свойства инстинктов.
11. В чем заключается сущность теории «принципа доминанты» А.А. Ухтомского?

12. Влияют ли гормоны на инстинктивную деятельность животных? Ответ обоснуйте.
13. Какие методы изучения инстинктов используют этологи?
14. Охарактеризуйте метод этограмм, используемый для изучения инстинктов.
15. Охарактеризуйте метод Каспар-Хаузера, используемый для выявления врожденных элементов поведения.
16. В чем заключается использование метода муляжа?

4. Типы высшей нервной деятельности животных

Тип высшей нервной деятельности – это сплав врожденных и индивидуально приобретенных свойств процессов возбуждения и торможения. Он определяет различия в поведении и отношении организма к одним и тем же воздействиям внешней среды. Тип высшей нервной деятельности формируется в результате взаимодействия организма с окружающей средой.

Заслуга в создании научных представлений о типах высшей нервной деятельности (далее ВНД) и определении правильных путей их дальнейшего изучения принадлежит И.П. Павлову. В основу систематизации типов он положил главные особенности процессов возбуждения и торможения, которые характеризуют функциональные свойства клеток. Таких особенностей у нервных клеток коры больших полушарий три: сила нервных процессов, их уравновешенность и подвижность.

Сила нервного процесса – свойство нервных клеток коры больших полушарий головного мозга сохранять нормальную работоспособность при значительном напряжении возбудительного и тормозного процессов. Уравновешенность процессов возбуждения и торможения – это соотношение их силы; они могут быть в равновесном состоянии (сила возбуждения соответствует силе торможения) или один из них может преобладать над другим. Подвижность нервных процессов характеризуется скоростью их возникновения и быстротой перехода процесса возбуждения в процесс торможения, и наоборот.

Исследование особенностей условнорефлекторной деятельности у животных позволило И.П. Павлову выделить четыре типа высшей нервной деятельности:

1. сильный неуравновешенный тип – холерик;
2. сильный уравновешенный подвижный тип – сангвиник;
3. сильный уравновешенный инертный тип – флегматик;

4. слабый тип – меланхолик.

Таким образом, по силе процессов возбуждения и торможения было выделено два типа – сильный и слабый. Сильный тип может быть уравновешенным и неуравновешенным. Сильный уравновешенный тип бывает инертный и подвижный. Для лучшего восприятия классификации типов ВНД ниже представлен рисунок-схема.

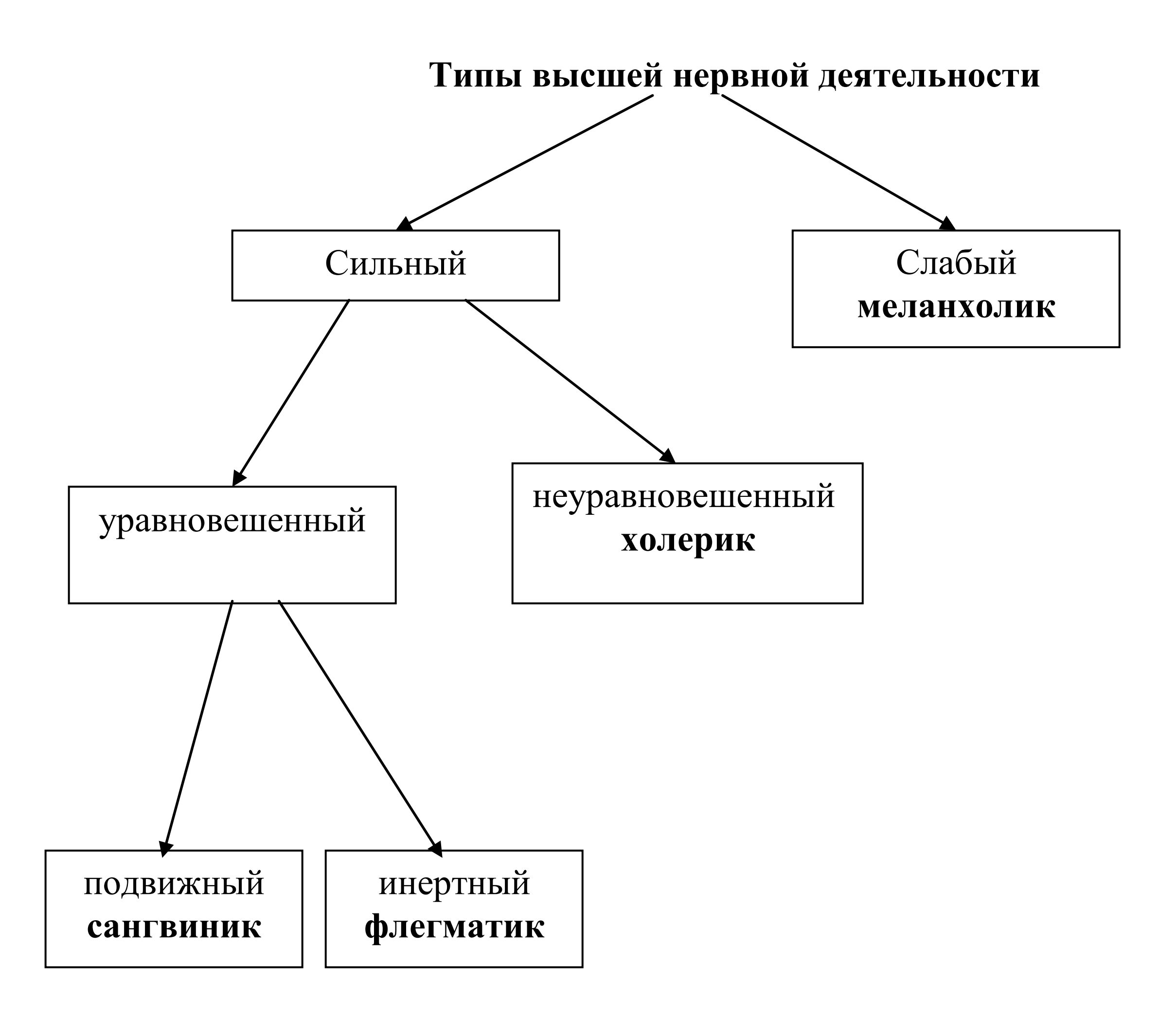


Рис. 9. Типы высшей нервной деятельности, выделенные И.П. Павловым у животных и человека.

Слабый тип – *меланхолик* – не способен развивать сильные возбудительный и тормозной процессы (оценивается сила процесса внутреннего торможения). Нервные клетки быстро утомляются и очень легко тормозятся. Поэтому у организма со слабым типом особенно легко возникает запредельное торможение, охватывая обширные области коры больших

полушарий. Формирование положительных условных рефлексов происходит медленно, и они неустойчивы, а тормозные рефлексы устойчивы. Меланхолик плохо приспосабливается к условиям среды, имеет резко выраженную пассивно-оборонительную реакцию, всего боится, избегает, подвержен невростеническим расстройствам. Тип, непригодный для дрессуры и промышленной эксплуатации.

Сильный неуравновешенный (безудержный) тип – *холерик* - характеризуется способностью корковых клеток к сильным процессам возбуждения и торможения. Возбуждение сильнее торможения. Формирование положительных условных рефлексов происходит быстро, а тормозных - медленно. Внешне – это животные с выраженной агрессивной реакцией, быстро ориентирующиеся в новой среде. Условные рефлексы образуются у них легко и отличаются постоянством. Торможение развивается с трудом и сопровождается «протестом» животного. Дифференцировка раздражителей долго не вырабатывается.

Сильный уравновешенный подвижный тип – *сангвиник* - характеризуется способностью к быстрой смене одного процесса другим. Положительные и тормозные условные рефлексы вырабатываются быстро. Условные рефлексы удерживаются, но легко переделываются. Внешне животные любопытные, но уравновешенные. Быстро и безболезненно реагируют на изменения среды соответствующей переменой поведения. Наиболее желательный тип для тренинга, дрессуры, комплектования крупных животноводческих комплексов.

Сильный уравновешенный инертный тип – *флегматик* - не способен быстро менять состояние своих нервных клеток, т.е. возбуждение на торможение. У представителей этого типа как положительные, так и тормозные условные рефлексы вырабатываются медленно, трудно поддаются переделке. Внешне поведение животного солидное и спокойное. К человеку животное подходит, но особой доверчивости не проявляет. С другими животными «ладит», но при нападении не уступает.

Исследования И.П. Павлова типов ВНД на собаках (по Н.Н. Даниловой и А.Л.Крыловой, 1989)**.** В лаборатории И. П. Павлова на собаках были разработаны экспериментальные методы, которые позволяли измерять основные свойства нервных процессов. Были созданы две программы испытаний для определения типа высшей нервной деятельности у собак: «большой стандарт» и «малый стандарт». Обследование по большому стандарту занимало около 2 лет, для «малого стандарта» требовалось 6-7 месяцев.

В составе «большого стандарта» сила нервных процессов, т.е. возбуждения и торможения, могла определяться несколькими методами.

Для оценки силы возбуждения использовали:

1. Скорость образования и закрепления условного рефлекса. Чем быстрее образовывался условный рефлекс, следовательно, тем сильнее возбудительный процесс у собаки.

2. Методика сверхсильного раздражения. Для этого при выработке условного рефлекса в качестве условного стимула брали сверхсильный раздражитель (трещотку). Если рефлекс не вырабатывался, это означало, что развивалось запредельное торможение из-за недостаточной силы у возбудительного процесса. Определялась интенсивность условного сигнала, при котором впервые развивалось запредельное торможение.

3. Кофеиновая проба. Животному в молоке добавляли небольшую дозу кофеина. Это увеличивало возбудимость корковых клеток и усиливало действие условных раздражителей. Определяли дозу кофеина, при которой наблюдалось ослабление условного рефлекса. Чем больше была доза, при которой возникало ухудшение условнорефлекторной деятельности, тем сильнее процесс возбуждения.

О силе тормозного процесса судили:

1) по скорости выработки тонкой дифференцировки;
2) по скорости угасания условного рефлекса после отмены подкрепления.

Считалось, что чем сильнее процесс торможения, тем быстрее идет

процесс угасания или выработка отрицательных условных рефлексов;

3) по эффекту от удлинения действия дифференцировочного условного раздражителя до 3-5 мин, чтобы усилить напряжение тормозного процесса;
4) с той же целью давали малые дозы брома. Если тормозной процесс во время дифференцировочного раздражителя не выдерживал, то возникало растормаживание, нарушение дифференцировки.

Подвижность нервных процессов определялась:

1) по скорости переделки дифференцировки, когда положительный условный сигнал переделывался в отрицательный и наоборот. Определялось время и легкость переделки;
2) другим приемом была «сшибка» нервных процессов, когда сразу же после дифференцировочного раздражителя дается положительный условный раздражитель. В результате столкновения возбуждения и торможения возможно появление нарушений высшей нервной деятельности. На этом основании можно судить о высокой или низкой подвижности нервных процессов.

В составе «малого стандарта» число методик сокращено.

I. Для оценки силы возбуждения определяют скорость выработки условного рефлекса и используют кофеиновую пробу.

II. Сила торможения оценивается по скорости выработки дифференцировки и по результату продления действия дифференцировочного раздражителя (до 5 мин).

III. Подвижность нервных процессов в основном оценивается по скорости и легкости переделки сигнального значения раздражителя.

Более сложная ситуация сложилась с измерением свойства уравновешенности. В начале отдельно оценивалась сила процесса возбуждения и торможения. Затем эти данные сопоставлялись и делались выводы об уравновешенности по свойству силы. Таким образом,

уравновешенность уже по способу измерения выступала как вторичное или производное свойство. Значительные трудности возникали, когда силы процесса возбуждения и торможения определялись различными трудно сопоставимыми методами, например, с помощью кофеиновой пробы, с одной стороны, и скоростью выработки условного рефлекса - с другой. Поэтому чаще для измерения уравновешенности по силе нервных процессов стали использовать скорость выработки положительных и отрицательных условных рефлексов. Сравнение их давало ответ об уравновешенности по силе.

Однако несовпадение оценок силы возбуждения и торможения по показателю скорости выработки условных рефлексов с результатами кофеиновой пробы или продления действия дифференцировочного раздражителя побудило исследователей выделить способность к научению в самостоятельное свойство.

Дрессировка собак и типы ВНД собак. Как отмечает В.Н. Зубко (1992), для успешной дрессировки очень важно знать и учитывать индивидуальность каждой собаки в отдельности. Она обусловлена наследственностью, индивидуально приобретенным опытом в определенных условиях жизни и воспитанием. Индивидуальность проявляется в типах ВНД, т.е. интенсивности, скорости, темпе, а также эмоциональных особенностях собаки. Так, собакам-холерикам свойственна высокая активность, энергичность, яркая эмоциональность (преимущественно агрессивность, злоба); меланхоликам – низкая активность, высокая эмоциональная реактивность с преобладанием пассивности и страха; сангвиникам – высокая эмоциональная (положительная) активность, подвижность; флегматикам – медлительность, низкая активность и эмоциональность.

Несмотря на разнообразие поведения, отмечают две основные черты – общую активность и эмоциональность. В соответствии с этим следует

умело подбирать методические приемы для выработки тех или иных навыков у собаки. Необходимо также учитывать возраст животного, наличие приобретенных навыков (положительных и отрицательных), преобладающую реакцию поведения, пол животного, естественные повадки и т.п. Разные потребности порождают у животного разные эмоции, но в каждом конкретном случае проявится та потребность, которая вызовет более сильную доминирующую эмоцию. Характер проявления эмоций собаки обусловливается как нервно-гуморальными изменениями, так и условиями воспитания, которые оказываются даже наиболее значимыми в становлении типов эмоционального реагирования. Эмоции также подвержены тренировке и изменениям.

Внешнее проявление эмоций у собаки выражается в форме повышенного тонуса мимической и скелетной мускулатуры, сопровождающегося изменением движений и поз, определенной мимикой морды, оскалом зубов, постановкой ушей, хвоста и шерсти на загривке, звуковыми сигналами (лай, рычание, визг и др.). Например, внешний вид собаки различен, когда она проявляет злобу к врагу, ласку к хозяину, пассивность и страх.

Э.П. Кокорина (1986) говорит, что тип ВНД оказывает влияние на становление индивидуальных особенностей форм поведения, но не предопределяет их, а лишь образует почву, на которой легче формируются одни формы поведения, труднее другие. Так же, как отмечает В.И. Давыденко (2007), и собаки по-разному поддаются дрессировке. Одни животные легко, быстро и прочно усваивают отрабатываемые навыки (условные рефлексы), другие поддаются дрессировке медленно, но выработанные навыки у них закрепляются прочно. Встречаются и такие собаки, которые плохо поддаются дрессировке и слабо проявляют служебные качества. При недостаточной теоретической подготовке дрессировщик может совершить большую ошибку, пытаясь объяснить это одинаковой

психической одаренностью собак, считая, что существуют собаки умные и глупые, старательные и ленивые, послушные и упрямые. Такое неверное объяснение ведет к «очеловечиванию» собак. На самом деле многочисленные исследования И.П. Павлова доказали, что различие в поведении собак обусловлено типом ВНД, т.е. свойствами нервной системы – силой, уравновешенностью и подвижностью нервных процессов возбуждения и торможения.

Показателем силы процесса возбуждения является его стойкость при действии на нервную систему раздражителей большой силы, а также в случае перенапряжения нервной системы в процессе дрессировки или практического использования собаки. Если у собаки в результате воздействия сильных раздражителей – например, в процессе приучения к выстрелу, - легко возникает явление запредельного торможения, то это говорит о слабости процесса возбуждения. Если собаку со слабым процессом возбуждения заставить многократно повторять одно и то же действие, которое требует большого напряжения нервной системы, например, хождение на буме, повторение упражнения, настойчивое раздразнивание, у нее тоже разовьется запредельное торможение. В результате у собаки будет наблюдаться угнетенное состояние – она станет вялой, будет отказывать от выполнения данного навыка.

Чтобы определить силу процессов возбуждения, можно использовать способ повышения пищевой возбудимости. Для этого в течение одних-двух суток собаке не дают пищу. Ослабление условных рефлексов, которые подкреплены пищевым раздражителем, будет свидетельствовать в этом случае о явной слабости процессов возбуждения. Если же этот процесс достаточно силен, то условные рефлексы, требующие пищевого подкрепления, будут выражены более резко.

Сила тормозного процесса определяется путем его напряжения. Оно наиболее ярко проявляется в действиях собаки, ограничивающих ее

возбудимость, например, выдержка в различных положениях. У собаки со слабым тормозным процессом выдержка вырабатывается трудно, если ее удлинять без предварительной тренировки сверх того времени, на которое она установлена (например, от 2 до 3-4 минут). У собак со слабым тормозным процессом сложно прорабатываются такие общие приемы дрессировки, как движение рядом с дрессировщиком и прекращение нежелательных действий. Это происходит потому, что воспитание данных навыков требует сильного и активного процесса торможения. Показателем хорошей силы тормозного процесса у собаки является скорость и прочность образования дифференцировки (способности различать отдельные условные раздражители). У собак со слабым тормозным процессом легко и быстро вырабатываются положительные условные рефлексы, а тормозные - с трудом.

Под подвижностью процессов возбуждения и торможения следует понимать быстроту и легкость смены процесса возбуждения процессом торможения (и наоборот), под недостаточной подвижностью — медленную взаимозаменяемость процессов. Показателем хорошей подвижности нервных процессов при дрессировке является быстрый переход собаки из состояния выдержки к выполнению вновь подаваемой команды, а также соблюдение выдержки после принятого по команде положения. Такие животные легко выполняют противоположные действия, например команды «Фас!» и «Фу!» или на подачу предмета и запрещение на его взятие (по команде «Фу!»). У собаки с подвижными нервными процессами быстро и легко вырабатываются положительные и отрицательные условные рефлексы.

Собаки *возбудимого типа* (холерики) характеризуются сильным процессом возбуждения и ослабленным торможением. В результате отсутствия равновесия между этими двумя процессами преобладающим является процесс возбуждения. Собаки этого типа характеризуются большой двигательной активностью: за один и тот же промежуток времени они совершают значительно больше движений, чем собаки других типов. Однако

только по двигательной активности нельзя определять тип ВНД собак. Основное значение для его определения имеет условно-рефлекторная деятельность.

У собак возбудимого типа быстро образуются положительные условные рефлексы и очень медленно вырабатываются тормозные. Поэтому собаки возбудимого типа быстро усваивают все команды, связанные с выполнением каких-либо действий, требующих активного состояния нервной системы (состояния возбуждения), и слабо усваивают команды или действия, в основе которых лежит процесс торможения (например, хождение рядом с дрессировщиком, выдержка в различных положениях и т. д.).

Дифференцированное торможение у собак этого типа слабое и отрабатывается с трудом. Такие животные (особенно в начале дрессировки) часто «путают» значение различных команд. Особенно трудно у собак этого типа вырабатывается дифференцировка, требующая большого напряжения тормозного процесса (такие действия, как выборка вещи по запаху, человека по его вещи, выборка нужного следа).

Собаки возбудимого типа особенно трудно поддаются дрессировке в тех службах, которые требуют хорошей и четкой дифференцировки (розыскная, сторожевая, минорозыскная). Это необходимо учитывать при отборе собак для указанных служб. Там, где четкая дифференцировка не требуется (караульная, защитно-караульная, связная службы), собаки этого типа вполне пригодны. При выработке дифференцировки у собак возбудимого типа можно усилить тормозной процесс. Это достигается регулярными, систематическими упражнениями. Выдержку следует отрабатывать постепенно, «тренируя и накапливая» процесс торможения. Вначале рекомендуется не затягивать выдержку более 3-5 секунд, постепенно доводя ее до нескольких минут. При первоначальной дрессировке на выборку вещи, выборку человека по следу и т. п. не следует производить посыл более 1-2 раз. Со временем количество посылов постепенно увеличивают. К усложнению следа (ввод посторонних следов и

углов) можно переходить после того, как собака будет четко «прорабатывать» обычный след. Очень дисциплинирует собаку возбудимого типа отработка таких навыков, как хождение рядом с дрессировщиком, запрещение по команде «Фу!», выдержка в различных положениях.

У собак *уравновешенного подвижного типа* (сангвиников) процессы возбуждения и торможения находятся в состоянии относительного равновесия. Наряду с этим для них характерна большая подвижность (легкая взаимозаменяемость одного процесса другим и наоборот), зависящая от действующих раздражителей. Собаки этого типа отличаются значительной двигательной активностью. Положительные и отрицательные условные рефлексы вырабатываются у них легко и достаточно прочно, имеется хорошее дифференцированное торможение. Особенно характерна для собак этого типа большая подвижность процессов возбуждения и торможения. Такие собаки наиболее легко поддаются дрессировке, у них хорошо закрепляются положительные и отрицательные навыки, они активны в работе и легко переключаются с одного действия на другое. Дрессировка собак подвижного типа не требует особых указаний. Лучше всего применять контрастный метод. Однако нельзя забывать, что в процессе дрессировки необходимо придерживаться принципа «от простого к сложному». В противном случае можно «испортить» собаку.

У собак *уравновешенного спокойного типа* (флегматиков), как и у сангвиников, процессы возбуждения и торможения по силе проявления находятся в равновесии. Но в отличие от сангвиников процесс возбуждения и торможения в нервной системе этих собак малоподвижен (один процесс медленно заменяется другим). Собаки этого типа характеризуются повышенной двигательной активностью. Положительные и отрицательные условные рефлексы вырабатываются у них медленно, но выработанные условные рефлексы достигают большой четкости. По поведению многие собаки-флегматики кажутся малоподвижными и вялыми. Дрессировке они поддаются нелегко, но закрепленные навыки оказываются весьма стойкими в

работе. Эти собаки несколько вялы, но безотказно выполняют требуемые от них действия и очень выносливы. При дрессировке собак этого типа от дрессировщика требуются большая настойчивость и терпение.

Собаки-флегматики трудно переносят быструю смену процессов возбуждения и торможения. Поэтому при первоначальной дрессировке по общему курсу не следует злоупотреблять частыми командами. Таким собакам трудно быстро переходить от одного действия к другому, они нередко нуждаются в повторной команде. В начале дрессировки следует использовать различные команды, чтобы между командой и выполняемыми действиями был достаточный интервал. Учащать подачу команд можно лишь после того, как у собаки установится на них стойкий условный рефлекс. У собак-флегматиков довольно просто воспитать выдержку в различных положениях. Они легко переносят действие сильных механических раздражителей, поэтому при дрессировке можно использовать механический метод. Однако принуждением не следует злоупотреблять.

Для собак *слабого типа* (меланхоликов) характерны слабые процессы возбуждения и торможения, поэтому в результате большого напряжения у них легко нарушается нервная деятельность. Некоторые собаки-меланхолики имеют относительную подвижность обоих нервных процессов. Условные рефлексы у них вырабатываются нестойко, однако четкое дифференцированное торможение возникает сравнительно легко. Встречаются собаки, для которых при слабости обоих нервных процессов характерна малая подвижность. Условные рефлексы у них нестойки и вырабатываются медленно, дифференцированное торможение недостаточное.

У собак слабого типа часто наблюдается пассивно-оборонительная реакция, но ее нельзя считать основным признаком слабости нервной системы. Собаки этого типа малопригодны для дрессировки и использования.

Связь генетики, типов ВНД и дрессировки собак. Работы по генетике поведения собак представляют несомненную ценность для практики разведения, особенно собак служебных и других рабочих пород, где соответствие поведения животных целям их использования особенно важно. Но есть не менее интересный с практической точки зрения вопрос, касающийся непосредственно индивидуальных владельцев: это вопрос правильного выбора породы и пола собаки. Можно, конечно, сказать, что это дело вкуса, однако соответствие возможностей и желаний потенциального владельца особенностям поведения будущего питомца крайне существенно. Указанную проблему сложно разрешить, исходя только из личного опыта даже очень квалифицированного эксперта-кинолога.

Исследования Б. Л. Харт и Л. Харт (Зубко В.Н., 1992) показали связь выраженности поведенческих признаков с полом животного. Такая связь обнаружилась для ряда признаков. Так, суки явно превосходили кобелей по послушанию при дрессировке, у кобелей же была значительно больше выражена общая активность, агрессивность по отношению к другим собакам и доминирование над хозяином. Между последними двумя признаками существует вполне логичная, хотя, может быть, и неявная взаимосвязь.

По наблюдениям В.Н. Зубко (1992) с сотрудниками на базе питомника, агрессивность сук по отношению к сукам нисколько не меньше, чем у кобелей к кобелям. Напротив, агрессивность эта значительно выше, и, если уж столкновения начались, они могут привести к серьезнейшим травмам и даже к гибели животных. Корень недоразумений здесь, возможно, кроется в том, что стремление доминировать у кобелей действительно выше, тогда как суки намного послушнее.

Стремление доминировать над хозяином является одной из серьезных практических проблем. По мере взросления молодой самец формирует социальные связи не только, а в условиях индивидуального выращивания дома и не столько с другими собаками, сколько с людьми, в первую очередь со своим окружением. Неоправданные уступки со стороны владельца в этот

период социализации приводят к тому, что собака ощущает себя вожаком, так как в данных условиях группа людей становится для нее ее стаей. Такая собака неминуемо будет агрессивной в связи с тем, что в сообществе собак агрессия в той или иной степени выраженности является нормальным способом поддержания целостности структуры группы. В этой ситуации уже собака начинает управлять владельцем. Частые случаи незапланированной ранее владельцами собак передачи в служебные питомники кобелей крупных пород в возрасте от 10 месяцев и старше связаны, как правило, не с патологической агрессивностью собак, а с неправильным воспитанием. В.Н. Зубко (1992) отмечает, что распространенное мнение о связи между сильной злобой и черным окрасом неба у собак никак не подтверждается с научной точки зрения. Таким образом, поведением собаки надо уметь управлять, причем не только в плане работы по команде, но и комплексно, с самых первых дней выращивания, соблюдая чувство меры в отношении наказания и поощрения, т.к. и то, и другое должно присутствовать обязательно.

Не следует и чрезмерно увлекаться дрессировкой, подавляющей естественные стремления собаки. Задрессированное животное, перегруженное искусственной системой информации, никак не связанной с той, что присуща данному виду по природе, будет не только безынициативным. Бывает, что великолепно выдрессированные кобели, без команды не только теряются в незнакомой ситуации, но и утрачивают естественное стремление к спариванию.

При дрессировке собаки надо всегда иметь в виду, что она воспринимает не только команду и соответствующий жест, но и все поведение дрессировщика в совокупности. Интонации, паузы, мельчайшие мимические движения человека для собаки являются ничуть не меньшими стимулами, чем слова.

Современное развитие генетики собак, возможно, приведет в обозримом будущем к весьма значительному прогрессу в разведении и селекции этих животных, особенно для практических целей. Крайне

интересна возможность выявления признаков поведения, связанных с такими серьезными пороками, как дисплазия тазобедренного сустава, наследование которой до сих пор недостаточно изучено. Интересные возможности заключены в получении высокоинбредных линий собак и создании помесей между ними, которые будут значительно превосходить родительские особи по рабочим качествам. Тесно связаны с практикой исследования по созданию тестов для определения поведенческих особенностей собак в раннем (3-4-месячном) возрасте, что позволит до некоторой степени освобождать популяцию от нежелательных признаков при выбраковке животных с дефектами поведения. Но уже сейчас тем, кто разводит и выращивает собак, необходимо помнить, что одомашнена собака была не ради экстерьера, а для работы, и что поведение ее, хотя и определяется факторами генетическими, формируется окончательно условиями внешней среды, а значит, в первую очередь усилиями человека.

В настоящее время во всем мире насчитывается более 400 пород собак. Их принято разделять на служебных, охотничьих и декоративных (комнатных). Ниже приводится краткая характеристика этих групп.

Служебные собаки — группа пород, которые используются человеком для какой-либо работы. Наиболее характерными для них признаками являются недоверчивость к посторонним, злобность, чуткость, смелость, агрессивность, способность к дрессировке и преданность хозяину. Дополнительная особенность пастушьих собак — отсутствие охотничьего инстинкта, который отрывал бы их от охраны стада, соблазнял бы идти по звериным следам, а иногда и лакомиться домашними животными. Собака-проводник слепого должна иметь целый ряд качеств, среди которых индифферентность к посторонним раздражителям является основным.

Служебные собаки успешно применяются в охране государственной границы, поиске и задержании уголовных преступников, охране важных военных и народно-хозяйственных объектов, обнаружении контрабанды

наркотиков и других целей. Многие любители служебных собак разводят их ради спорта: дрессируют, участвуют в испытаниях, соревнованиях. Поэтому служебные собаки широко распространены и популярны во всем мире.

К собакам служебных пород относятся немецкая, кавказская, среднеазиатская, южнорусская овчарки, шотландская овчарка — колли, эрдельтерьер, ротвейлер, черный терьер, московская сторожевая, ризеншнауцер, доберман, боксер, дог и другие. В последние годы стали разводить миттельшнауцера (среднего шнау-цера), который пригоден к защитно-караульной и другим службам и может быть отнесен к группе служебных собак.

Охотничьи собаки — большая группа собак, использующихся преимущественно для различных видов охоты. Их общим признаком является сильно развитый охотничий инстинкт. Формирование этих пород происходило под влиянием возникновения разных способов охоты, поэтому собаки делятся на борзых (русская псовая борзая, афганская борзая и др.), гончих (русская гончая, русская пегая гончая и др.), норных (фокстерьеры, таксы и др.), легавых (сеттеры, курцхаар, пойнтер и др.) и другие.

Декоративные собаки — самые разнообразные породы, как правило, не приносящие своему владельцу ощутимой помощи. Название «декоративная» — служащая для украшения — говорит само за себя. Различного телосложения, разной величины и всевозможных окрасов, такие собаки призваны радовать глаз. Их роль, в основном, чисто эстетическая. Однако ценность этих собак заключается еще и в том, что для одинокого человека они могут быть единственным близким другом, а в семьях, где есть дети, животные по мере своих сил «принимают участие» в воспитательном процессе. К декоративным собакам относят пуделей, болонок, пекинесов, чау-чау и других.

В последние несколько десятилетий наиболее агрессивных собак стали объединять в группу бойцовых, к ним относят питбультерьеров, японских тодзи, фила бразилейро, аргентинского дога, американского стаффордширского терьера, тоса-ину (японский мастиф) и некоторых других. Таких собак использовали в бойцовских поединках, которые под давлением общественности в 90-е годы XX в. были законодательно запрещены в большинстве стран.

Собаки используются человеком, главным образом, по своей породной принадлежности. Однако нередки случаи, когда они «осваивают смежные специальности». Чаще всего это происходит в городах, где, например, охотничья собака ни на кого, кроме воробьев, всю свою жизнь не охотилась и была, в сущности, декоративной. А многие пастушьи по своей природе собаки успешно несут розыскную службу. И.П. Павлов называл собаку исключительным животным и любил повторять изречение русского физиолога Модеста Богданова: «Собака вывела человека в люди».

Каждая порода – это результат труда человека. Она существует до тех пор, пока полезна человеку и отвечает его социальным и культурным потребностям. На породу влияют условия содержания, кормления, разведения, выращивания и дрессировки. Неблагоприятные условия, грубые ошибки в племенной работе могут привести к вырождению породы. Для совершенствования породы и получения высокой работоспособности собак необходимо вести постоянную племенную работу, создавать и поддерживать условия, в которых она формировалась. Использование рабочих качеств собаки определяется типом высшей нервной деятельности, который, в свою очередь, предопределен генетически. Выяснилось (по результатам наблюдений заводчиков собак на протяжении не одной сотни лет), что в каждой породе преобладает какой-то один тип ВНД, а также, что чистые типы ВНД встречаются редко. Ниже приведена краткая характеристика пород собак по типу высшей нервной деятельности.

Немецкая овчарка. Тип ВНД сильный уравновешенный, подвижный. Поведение смелое, спокойное, несколько сдержанное, непринужденное, легко управляемое. Основные реакции поведения проявляются активно, выражены сильно. В активно-оборонительной реакции проявляется умеренная злобность и способность вести борьбу.

Кавказская овчарка. Тип ВНД сильный уравновешенный, малоподвижный. Поведение спокойное, смелое, недоверчивое и злобное к посторонним людям. Все реакции проявляются активно, выражены сильно, при их смене наблюдается некоторая застойность. Преобладающая реакция – защитно-оборонительная в злобной форме, переходящая иногда в свирепость, что затрудняет выработку условных рефлексов и управление собакой при дрессировке.

Среднеазиатская овчарка. Тип ВНД сильный уравновешенный, малоподвижный. Поведение спокойное, смелое, недоверчивое и злобное к посторонним людям. Основные реакции поведения проявляются активно, наблюдается некоторая застойность при их смене. В активно-оборонительной реакции преобладает злобность. Условные рефлексы при дрессировке вырабатываются медленно, навыки стереотипичны.

Шотландская овчарка (колли). Тип ВНД сильный уравновешенный, подвижный. Поведение спокойное, уверенное, внимательное, доброжелательное. Все реакции проявляются активно, выражены сильно. При преобладании активно-оборонительной реакции поведения и недоверчивости к посторонним людям у колли нет природной злобности.

Ротвейлер. Это старинная порода пастушьих собак, выведенная скотоводами и торговцами скотом на юге Германии для сопровождения стад и охраны их в ночное время. Тип ВНД сильный уравновешенный, подвижный. Поведение спокойное, смелое, уверенное, несколько сдержанное, внимательное, послушное по отношению к хозяину и недоверчивое к посторонним. Основные реакции проявляются несколько

замедленно, но выражены сильно. В защитно-оборонительной реакции злоба проявляется умеренно, хватка сильная, борьба энергичная. При дрессировке навыки вырабатываются медленно, закрепляются прочно. Собака работает спокойно и заинтересованно.

Ризеншнауцер. Служебная порода, сформировавшаяся в конце 19 века в Германии. Тип высшей нервной деятельности сильный уравновешенный, подвижный. Поведение спокойное, сдержанное, смелое, ласковое и послушное по отношению к хозяину, недоверчивое к посторонним людям. Основные реакции поведения проявляются активно, выражены сильно. В защитно-оборонительной реакции наблюдается умеренная злобность и природная способность вести борьбу. Условные рефлексы при спокойной систематической дрессировке вырабатываются легко, навыки формируются медленно, но удерживаются прочно и сохраняются долго.

Черный терьер. Порода выведена в питомнике «Красная звезда» путем воспроизводительного скрещивания сочетающихся и дополняющих друг друга пород: ризеншнауцера, эрдельтерьера и ротвейлера. Тип ВНД сильный уравновешенный подвижный. Поведение спокойное, сдержанное, легко управляемое. Основные реакции поведения выражены сильно. В активно-оборонительной реакции преобладает злобность. Условные рефлексы вырабатываются легко.

Московская сторожевая. Порода выведена в питомнике «Красная звезда» путем скрещивания сенбернаров с кавказскими овчарками для закрепления ценных качеств сторожевой собаки. Тип ВНД сильный уравновешенный малоподвижный. Поведение спокойное, смелое, сдержанное, недоверчивое к посторонним людям. Основные реакции поведения проявляются активно, наблюдается некоторая застойность при их смене. В активно-оборонительной реакции проявляется злобность. Условные рефлексы вырабатываются медленно, но закрепляются прочно.

Эрдельтерьер. Порода выведена в Англии во второй половине 19 в. Обладает охотничьими качествами, телосложение компактное, декоративный внешний вид. В Россию породу завезли в 1905 г., использовали в качестве санитарных собак во время русско-японской войны. Тип ВНД сильный уравновешенный подвижный (с некоторым преимуществом в сторону возбуждения). Поведение темпераментное, собранное, напряженное, настороженное. Основные реакции поведения проявляются активно, выражены сильно. Злобная реакция проявляется умеренно. Дрессируется легко, работает заинтересованно.

Доберман. Порода выведена в Германии в конце 19 в. и названа по фамилии своего создателя. Тип ВНД сильный уравновешенный подвижный. Поведение спокойное, внимательное, смелое, недоверчивое к посторонним людям с выраженной злобностью. Основные реакции поведения проявляются активно, выражены сильно с преобладанием активно-оборонительной и обонятельно-поисковой. Легко поддается дрессировке, работает заинтересованно.

Боксер. Тип ВНД сильный уравновешенный подвижный. Поведение спокойное, уверенное, игривое, дружелюбное, легко управляемое. К посторонним относится недоверчиво. Основные реакции поведения проявляются активно, выражены сильно, быстро и легко сменяются. Злобная реакция не всегда сильно проявляется. Реакция привязанности к владельцу развита хорошо. Флегматичность, излишняя возбудимость, робость считаются недостатками.

Дог. Древняя порода, ведет свое происхождение от греческих боевых собак молоссов. Тип ВНД сильный уравновешенный подвижный. Поведение спокойное, сдержанное, без нервозности, ласковое и приветливое по отношению к хозяину и его семье, недоверчивое и спокойно-настороженное к посторонним людям. Основные реакции проявляются активно, выражены

сильно. Среди догов встречаются очень злобные и даже агрессивные собаки. Как правило, это результат неправильного воспитания.

Ньюфаундленд. Тип ВНД сильный уравновешенный инертный. Поведение спокойное, кажущееся ленивым, но при внимательном наблюдении производит впечатление силы, сочетающейся с большой подвижностью и активностью. Навыки при дрессировке формируются медленно, но хорошо закрепляются и длительно сохраняются.

Сенбернар. В 17 в. монахи монастыря св. Бернара в Швейцарии разводили и использовали огромных сторожевых догообразных собак для поиска и спасения заблудившихся и замерзающих в горах путников. В результате правильного отбора и подбора образовалась порода. Тип ВНД сильный уравновешенный инертный. Поведение спокойное, сдержанное, кажущееся ленивым. Основные реакции поведения выражены активно, но протекают замедленно и застойно. Из-за медленного формирования навыков дрессировка сенбернаров несколько затруднительна и требует много времени.

Северо-восточная ездовая лайка. Объединяет различные типы ездовых лаек, разводимых в Якутии, на Чукотке, Камчатке, Сахалине, в низовьях Оби, Енисея и Амура. Порода используется для доставки различных грузов в труднодоступные отдаленные районы, для передвижения охотников, геологов, оленеводов, пограничных нарядов, для обеспечения связи с отдельными пунктами. Тип ВНД сильный уравновешенный малоподвижный. Поведение спокойное, уравновешенное, сдержанное и кажущееся несколько флегматичным. Реакции поведения проявляются активно, выражены сильно. Собаки легко приучаются ходить в упряжке.

Афганская борзая. Издавна ценилась как охотничья и пастушья собака в Афганистане. В настоящее время собак этой породы чаще разводят из-за их необычной внешности. Тип ВНД сильный уравновешенный

подвижный. Собака сильно привязывается к своим хозяевам, хорошо поддается дрессировке, достойно ведет себя в доме.

Спаниель. Старейшая популярная охотничья собака испанского происхождения. Более широкое распространение получили, в основном, коккер-спаниели, обладающие хорошими охотничьими качествами, склонностью к дрессировке, удобные для содержания и транспортировки к месту охоты. Часто разводится как декоративная собака. Преобладающий тип ВНД сильный уравновешенный подвижный. Спаниеля используют и как служебно-розыскную собаку для обнаружения наркотиков и других целей.

Такса. Порода известна еще с 16 в., используется для охоты. Тип ВНД преобладает сильный уравновешенный инертный. Преданный и верный спутник одиноких людей, иногда бывает довольно непослушна и упряма, хорошо развито чувство собственного достоинства.

Пудель. Является одной из самых старых пород собак. В настоящее время имеется три разновидности пуделей: большой (королевский), малый и карликовый. Очень популярная и широко распространенная комнатно-декоративная собака. Тип ВНД сильный неуравновешенный (холерик). Хорошо поддается служебной, цирковой, спортивной и состязательной дрессировке.

Карликовый пинчер. Порода миниатюрных собак, получена в Германии в конце 19 в. путем длительной селекционной работы. Преобладающий тип ВНД сильный неуравновешенный (холерик). Послушная и преданная хозяину собака, удобная для содержания в небольших городских квартирах. Она очень подвижная и возбудимая. Условные рефлексы вырабатываются легко, но требуют закрепления.

В целом, для дрессировки собак следует отбирать энергичных, активных, подвижных и достаточно возбудимых животных. В процессе дрессировки могут возникать различные нарушения условно-рефлекторной

деятельности, особенно при грубом обращении с собакой, предъявлении к ней непомерных требований и применении сильных воздействий, что приводит к перенапряжению нервных процессов и возникновению неврозов. Чтобы предупредить эти явления, необходимо дрессировку собак проводить по строго определенной системе с соблюдением методики, режима упражнений, с учетом индивидуальных особенностей поведения каждого животного в отдельности.

В процессе дрессировки применяют четыре метода: механический, вкусопоощрительный, контрастный и подражательный.

При *механическом методе* условный сигнал, вызывающий проявление условного рефлекса, подкрепляется механическим воздействием – нажимом рукой, рывком за поводок, ударом прутом и т.д. Например, команда «сидеть» сопровождается нажимом руки в области поясницы собаки и легким натягиванием поводка вверх и назад.

При *вкусопоощрительном методе* условный раздражитель подкрепляется лакомством. Команда «ко мне» сопровождается показом собаке лакомства и дачей его, когда животное подойдет.

Контрастный метод заключается в том, что сигнал подкрепляется сначала механическим раздражителем, а когда собака совершит нужное действие – лакомством. Механический раздражитель вызывает защитную реакцию, и животное стремится избавиться от эмоционально отрицательного раздражителя (болевого), принимает определенную позу и сразу получает подкрепление лакомством – положительно эмоциональным раздражителем. Например, подав команду «сидеть», делают нажим в области поясницы и натягивают поводок вверх и назад, а когда собака сядет, дают ей лакомство. Такой контрастный эмоциональный фон способствует выработке прочных навыков.

Подражательный метод основан на инстинктивной способности животного следовать примеру другого, например, подражание щенков действиям взрослых собак. Врожденные формы поведения обогащаются в

результате заимствования чужого опыта. В дрессировке это используют при научении собак преодолевать препятствия, хватать за одежду помощника дрессировщика, подавать голос по команде и др. Подражательный метод используют при воспитании щенков.

При дрессировке собак следует соблюдать следующие правила:

1) применяют два раздражителя – условный (команда) и безусловный (пища, нажим рукой и т.п.). Команды подают четко, однократно, без лишних слов и крика;
2) физиологическая сила безусловного раздражителя должна быть большей по сравнению с силой условного;
3) безусловный раздражитель применяют через 1-3 секунды после действия условного;
4) повторять действие двух раздражителей необходимо многократно, до 20 упражнений в день в среднем с промежутками между упражнениями 4-5 минут. Когда навык (сложный набор последовательных действий) начинает проявляться, режим упражнений и время между упражнениями изменяют – то сокращают, то увеличивают с учетом индивидуальных особенностей собаки.
5) выработанный навык закрепляют, постепенно усложняя обстановку и изменяя условия;
6) дрессируемая собака должна быть здоровой и бодрой. Обращаются с собакой спокойно и бережно. У вялой, угнетенной и больной собаки рефлексы не вырабатываются.

Таким образом, к дрессировке собаки следует приступать после изучения психофизиологических особенностей поведения собаки (типа ВНД, особенностей проявления условных рефлексов на раздражители, эмоциональной активности и др.) и техники выработки навыков. Основой успешной дрессировки является качественное обучение самих дрессировщиков.

Значение типов ВНД животных в сельском хозяйстве. Познание типов ВНД животных и правильное их использование в сельскохозяйственной практике может способствовать повышению эффективности ведения отрасли. В многочисленных опытах установлена связь типа ВНД с репродуктивными и другими хозяйственно-полезными признаками (Комлацкий В.И., 2005).

Одним из многочисленных примеров могут служить исследования, проведенные под руководством Д. К. Беляева (1975) в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР на черно-серебристых лисицах и других пушных зверях, в которых была показана высокая эффективность селекции на приручаемость. Выяснилось, что селекция на уменьшение агрессивности и пугливости приводит к изменению сроков размножения. В линии наиболее ручных лисиц обнаружены признаки повышения половой активности осенью вне периода размножения. Установлено также, что у лисиц спокойного поведения половая активность наступает раньше, и их плодовитость выше, чем у трусливых и особенно агрессивных зверей. Работы Д.К. Беляева и его сотрудников открыли новые пути в управлении размножением черно-серебристых лисиц посредством селекции по признакам поведения. Они проливают свет на роль поведения в одомашнивании диких животных.

Вместе с тем, исследуя причины широкого распространения в совхозных популяциях серебристо-черных лисиц агрессивных животных, Д.К. Беляев и Л.Н. Трут (1964) показали, что хозяйственно ценные признаки - серебристая окраска меха и высокая плодовитость - коррелируют с повышенной агрессивностью. Отбор по этим признакам автоматически приводил к сохранению животных с агрессивным поведением. Установление этого факта поставило вопрос о поиске новых путей в селекции серебристо-черных лисиц (Бабский Е.Б. и др., 1975).

Другая область, в которой необходимо учитывать поведение животных, - это животноводство. Необходимость изучения общественных

взаимоотношений между особями особенно возросла в связи с внедрением метода группового содержания скота. Выяснилось, что продуктивность сельскохозяйственных животных находится в тесной зависимости от ранга животного и особенностей общественной структуры каждой группы. Регуляция числа особей в группе, их полового и возрастного состава, осуществляемая на основе знания видовых особенностей поведения, служит важным методом обеспечения оптимальных условий выращивания и хозяйственного использования животных.

Особенности высшей нервной деятельности у коров. У крупного рогатого скота хорошо развит социальный инстинкт, который основан на взаимном привлечении особей. Если эта потребность не удовлетворена, то животное испытывает беспокойство, активно ищет других индивидов. Социальный инстинкт подвержен влиянию сезонных изменений в организме, которые связаны с изменениями половой активности. Для стада крупного рогатого скота характерно социальное ранжирование, т.е. существование определенной иерархии между особями одного вида, породы, пола и возраста (Гауптман Я.И. др., 1977).

Ведущих животных признают все остальные члены стада, что выражается в соблюдении соответствующих дистанций между особями. Есть особи, угнетаемые почти всеми остальными членами стада, в том числе и теми, которые принадлежат к низшим рангам. На пастбище эти отношения проявляются не столь ярко, т.к. тут легче избежать встречи с агрессивными особями. При беспривязном содержании животные имеют возможность двигаться на относительно ограниченной площади, что не всегда позволяет уклониться от встречи со старшим по рангу.

Например, было установлено, что в стаде скота с неудаленными рогами 2...3 высокоранговые особи сильно подавляли остальных, и это вызывало постоянное беспокойство стада. Виновники беспокойства искусно использовали свои острые рога, нападали друг на друга и на более слабых членов стада, что нередко заканчивалось ранениями кожи с обширными

подкожными кровоизлияниями. В таких стадах наблюдались даже случаи выкидышей.

Менее агрессивных животных, как правило, отгоняют от кормушек и самокормушек, они не могут поесть спокойно и досыта. Следствием этого является слабость от недоедания и значительное снижение их продуктивности. Таких ослабленных животных нередко приходится выбраковывать, что причиняет большой ущерб хозяйству. Различия между разными ранговыми категориями находят свое отражение и в различных жизненных проявлениях. Так, у коров более низкого ранга время лежания намного короче.

Распределение особей по рангам почти пропадает, если животным удаляют рога. Недостаточно подвергать этой операции лишь немногих особенно агрессивных особей, так как их агрессивную роль принимают на себя другие животные. В каждом случае введения в стадо новых животных происходит новое распределение по рангам, ведущее к очередным конфликтам. Следовательно, удаление рогов позволяет существенно влиять на суточный режим в стаде. Однако и в таком стаде появляется главенствующий индивид (или несколько индивидов). Его ведущая роль проявляется в том, что он водит стадо в доильный зал, на пастбище и т.д. В стаде животных с удаленными рогами стычки ограничиваются до минимума.

Если животные содержатся в крупных по численности стадах, то можно ожидать, что способ их взаимного поведения влияет на уровень их продуктивности больше, чем при содержании в малых группах. И в крупных группах устанавливаются социальные отношения ранжирования, характерные для живущих в природе диких животных или несколько измененные. Эти отношения животновод должен знать, чтобы создавать для животных необходимую им среду.

Коровы быстро привыкают к обслуживающему персоналу, благодаря чему у них легко и быстро вырабатывается большое количество

разнообразных натуральных пищевых условных рефлексов, легко вырабатывается и закрепляется динамический стереотип на действующий распорядок дня на ферме, время кормления, доения и другие процессы. Выработанные рефлексы становятся прочными. У телят условные рефлексы образуются медленнее (Котуранов П.Н. и др., 2000).

Типологические особенности коров в значительной степени определяют их продуктивность. Существует зависимость молочной продуктивности от типа нервной системы, поэтому наиболее перспективны для разведения животные сильного уравновешенного подвижного типа, которые быстро реагируют на внешние воздействия, имеют наивысшую молочную и жировую продуктивность и более равномерную лактацию. Они достигают высокого устойчивого уровня молочной продуктивности благодаря хорошей мобилизации регуляторных приспособительных механизмов к изменяющимся явлениям внешней среды. У таких коров большой физиологический резерв функциональной деятельности по сравнению с животными других типов и особенно слабого типа нервной деятельности.

Особенности высшей нервной деятельности у лошадей. Лошадь обладает острым зрением, хорошим слухом, тонким осязанием и обонянием, хорошо ориентируется на местности, резко реагирует на всякий новый, необычный, особенно зрительный раздражитель. Она лучше других животных различает фигуры круга, квадрата, треугольника, изменение яркости света электрической лампочки, фиолетовый цвет от красного, легко дифференцирует звуки метронома (например, 96 ударов в минуту от 100).

Лошади являются типичными стадными животными с характерной способностью к индивидуальному распознаванию (внешний вид, запах, вокализация). В группах знакомых лошадей порядок поддерживается при помощи иерархии. Более высокий ранг в табуне получают животные старших возрастов и животные физически более сильные. Альфа-лошадь (доминирующая) диктует другим членам группы направление движения по

пастбищу, а также пресекает стычки среди подчиненных особей. Часто позицию альфа-особи получает самое агрессивное животное в группе. В группах с жеребцом и 7-8 кобылами репродуктивного возраста вожаком является жеребец. Он охраняет табун, регулирует направление миграции. Однако в пределах группы предводителем может быть не он, а одна из кобыл. Объяснение этому – агрессия, заложенная в основе иерархии лошадей, но жеребец по отношению к кобылам агрессии не проявляет.

Жеребец не агрессивен и по отношению к молодняку до определенного возраста. Он покровительствует жеребятам подсосного периода. В возрасте 1,5-2 лет жеребчики вынуждены покинуть гарем под давлением жеребца. Кобылки этого же возраста могут оставаться в группе или уйти с жеребчиками (Иванов А.А., 2007).

Хозяйственное использование лошадей выявило, что лошади сильного уравновешенного и подвижного типов обладают более высокой работоспособностью при всех видах их использования, а неуравновешенного типа проявляют высокую работоспособность на короткой дистанции. При повышенной силе тяги они оказываются не менее работоспособными. Животные слабого типа отличаются пониженными продуктивностью и работоспособностью.

Особенности высшей нервной деятельности у свиней. Домашние свиньи отличаются малой разборчивостью в корме, но у них можно выработать пищевые условные рефлексы. У поросят они легко вырабатываются в возрасте 9-12 дней. Используя это, можно повысить молочную продуктивность свиноматок путем вызова более частого сосания их поросятами.

Исследования В.И. Комлацкого (2005) с сотр. показали, что в условиях промышленных свинокомплексов наименьший процент выбраковки наблюдается среди особей сильного уравновешенного типа. Свиноматки сильного уравновешенного подвижного типа ВНД отличаются лучшими материнскими качествами, и при спаривании их с хряками

аналогичного типа ВНД получаемое потомство показывает наиболее интенсивный рост и высокую сохранность. Свиноматки слабого типа могут чутко реагировать на поведение поросят и их звуковые сигналы, они пугливы, а различные стрессовые ситуации вызывают у них снижение молочной продуктивности. Наиболее сильными производителями, как по количеству, так и по качеству половой продукции, а также по оплодотворяющей способности являются хряки сильного уравновешенного подвижного типа ВНД. В связи с этим в селекционной работе при отборе и подборе животных на племя, а также оценке родителей по качеству потомства необходимо учитывать все тонкости интерьера организма животных, в том числе характер поведенческих реакций и типы высшей нервной деятельности.

В производственных условиях нелегко определить тип нервной системы животного. Но если исходить из общей характеристики типов нервной системы, то при внимательном наблюдении за животными в условиях обычного их содержания это возможно. Необходимо подмечать особенности поведения животных в помещении, в стаде на пастбище, при раздаче и поедании кормов, скорость образования положительных и отрицательных навыков, быстроту реакции на те или другие воздействия. Животные-холерики бурно реагируют на раздачу кормов, при движении на пастбище обычно идут впереди стада, а животные-меланхолики – в хвосте. Внимательное наблюдение способствует определению их типа ВНД, а, следовательно, и особенностей поведения.

Таким образом, генетическая природа типов высшей нервной деятельности во взаимосвязи с набором поведенческих актов обусловливает эффективность селекции по желательным этологическим признакам. Отбор для разведения животных со спокойным нравом способствует улучшению воспроизводительных способностей и откормочных качеств, так как особи со спокойным темпераментом быстрее адаптируются в новых условиях и эффективнее используют энергию кормов.

Вопросы для самоконтроля:

1. Что понимают под типом высшей нервной деятельности?
2. В чем заключается сила нервного процесса?
3. Чем характеризуется уравновешенность возбуждения и торможения, а также подвижность нервных процессов?
4. Какие типы ВНД выделил у животных И.П. Павлов?
5. Дайте характеристику меланхолика.
6. Дайте характеристику холерика.
7. Дайте характеристику сангвиника.
8. Дайте характеристику флегматика.
9. Какие методы использовал И.П. Павлов для изучения типов ВНД на собаках?
10. Нужно ли учитывать типы ВНД собак при их дрессировке? Ответ обоснуйте.
11. Как можно определить силу процессов возбуждения или торможения у собаки?
12. На какие группы делят все породы собак?
13. Какие применяют методы дрессировки собак?
14. В чем заключается контрастный метод дрессировки?
15. На чем основан подражательный метод дрессировки?
16. Какие правила соблюдают при дрессировке собак?
17. Какое значение имеют типы высшей нервной деятельности животных в сельском хозяйстве?

5. Приобретенные (индивидуальные) формы поведения: обучение (научение) и мышление

Приобретенные, или индивидуальные формы поведения складываются из обучения и мышления.

Обучение – это формирование поведения животных в процессе индивидуального развития с первых дней жизни. В процессе обучения под влиянием окружающей среды и на базе врожденных рефлексов (инстинктов) у животных возникают и закрепляются новые - условные рефлексы. Условные рефлексы сохраняются в течение всей последующей жизни животного, но могут затормаживаться и исчезать навсегда, когда пропадает в них необходимость.

В обучении животных важное место занимают импринтинг (запечатление) и подражание.

Импринтинг, или запечатление – врожденная реакция следования за движущимся (удаляющимся) объектом, а также запоминание окружающих предметов и обстановки, одна из форм ранней памяти. Детеныши запоминают мать, неподвижные предметы вокруг логова или гнезда, место обитания. Многие животные инстинктивно перемещаются за движущимся предметом (утята, гусята, цыплята обычно следуют стайкой или цепочкой за матерью). Также и родители «запоминают» своих детенышей и отличают их от чужих.

У некоторых видов животных импринтинг по отношению к детенышам не столь силен, и они «принимают на воспитание» чужих, но раз запомнив, покормив и облизав, они уже считают их своими. На этом основано выращивание группы телят или жеребят под контролем одной коровы-кормилицы или кобылы. Импринтинг также проявляется у кошек, сук и птиц, когда они вместе со своими детенышами выкармливают, защищают и обучают «подкидышей».

Большое значение имеет импринтинг в формировании группового поведения: каждое животное в группе запоминает других животных и их социальный ранг, что приводит к спокойному, бесконфликтному поведению.

Таким образом, в импринтинге сливаются врожденные формы поведения и индивидуально приобретенные условные реакции. Импринтинг развивается не только на зрительные, но и на слуховые, обонятельные и вкусовые раздражители.

Подражание (имитация) – форма обучения, врожденная реакция копирования поведенческих актов особей своего вида. Подражательное поведение обеспечивает передачу опыта от взрослых особей молодым, увеличивает возможности онтогенетических функциональных адаптаций.

Подражая матери или другим животным, молодняк обучается выбирать и принимать корм, правилам поведения внутри группы. Обучению способствует игровая форма поведения. В играх со сверстниками или взрослыми животными отрабатываются элементы взрослого поведения – охоты, нападения, защиты.

Подражать могут и взрослые животные. Так, во время пожара в конюшне лошади легко поддаются панике и скучиваются, не желая выходить из помещения. В таких случаях стараются вывести из огня самую спокойную лошадь, и остальные, подражая, следуют за ней. Дрессировка собак проходит более эффективно на площадке, когда собаки имеют возможность наблюдать за поведением других животных и подражать им. Домашние животные часто подражают человеку.

Иногда подражание приводит к вредным привычкам. Примером может быть извращенный рефлекс сосания, когда коровы высасывают молоко у себя или у других коров; такое животное изолируют от стада. У обезьян подражание вредным человеческим привычкам вызывает быстрое привыкание к курению.

Животным свойственно и **мышление**, проявляющееся в форме инсайта (озарения) и элементарной рассудочной деятельности.

Инсайт – проявление у животных определенной реакции без предварительных проб и ошибок, и это уже не условный рефлекс. Животное начинает понимать отношения между стимулами или событиями и у него внезапно возникает новая реакция. Первоначально реакции типа инсайта были описаны у человекообразных обезьян, когда шимпанзе, чтобы достать высоко подвешенный банан, составляли пирамиду из ящиков и залезали на нее или же использовали палки как орудия труда. Хозяева домашних животных могут привести много примеров, когда их питомцы внезапно решали какую-то задачу.

Очень часто в результате инсайта у животного с одного раза закрепляется условный рефлекс. Так, лошади умеют отвязываться, распуская узел повода, которым они привязаны к коновязи, а собаки – приносить хозяину домашние тапочки, газету.

Физиологические механизмы инсайта объяснить довольно трудно, так как не всегда ясно, чем именно такой процесс отличается от научения или подражания. Однако большинство зоопсихологов признают, что инсайт включает в себя элементы мышления, так как животные выявляют причинно-следственные связи между предметами и явлениями, используя их в достижении своей цели.

Элементарная рассудочная деятельность – у животных мало изучена, однако в ее наличии уже никто из физиологов и зоопсихологов не сомневается и не пытается объяснить все многообразные формы поведения лишь комплексами инстинктов и условных рефлексов. Животные улавливают простейшие эмпирические законы, т.е. выведенные из собственного опыта, связывающие предметы и явления окружающей среды, и способны оперировать ими в построении своего поведения.

В основе рассудочной деятельности лежит способность отдельных нейронов мозга избирательно реагировать на раздражители в зависимости от их свойств и расположения в пространстве. Для реализации рассудочной деятельности необходим избыток нейронов в мозге для восприятия всех

многообразных деталей окружающей среды, а также хорошо развитые взаимосвязи между ними, т.е. сложная система синаптических контактов между нейронами.

Любой по сложности рассудочный акт складывается из следующих этапов:

1. восприятие информации – это функция анализаторов. Центральный аппарат восприятия заложен в сенсорных отделах коры больших полушарий. Сбор информации обо всех проявлениях окружающей среды и отдельных раздражителей называется *аналитической функцией мозга*. Способность мозга сохранять временные нервные связи, доступные для извлечения (хранение информации), называется *памятью*.
2. отбор существенной информации – необходим для принятия решения определенной задачи – это *синтетическая функция мозга*. В этих процессах участвуют *эмоции*, посредством которых оценивается биологическая значимость раздражителей и самого поведения. Проводится объединение отдельных нейронов в функциональные структуры, обеспечивающие аналитико-синтетическую деятельность мозга.
3. процесс синтеза – принимается решение к выполнению биологически адекватного поведенческого акта в данной обстановке (ситуации).

Таким образом, мышление животных опирается на аналитико-синтетическую интерпретацию корой больших полушарий головного мозга внешних воздействий, биологических потребностей и условно-рефлекторной деятельности. Конкретное мышление дает возможность животным использовать собственный жизненный опыт для изучения конкретной ситуации и отражения ее в своем поведении.

Уже с момента рождения у животных развивается сознание, т.е. восприятие текущих событий окружающей действительности, что является основным компонентом его поведения, направленного на выживание. Однако

для принятия правильного решения животное должно иметь информацию и о своем месте в среде обитания на основе индивидуального опыта.

В приведенном ниже рис. 10 отражены и систематизированы все приобретенные формы поведения.

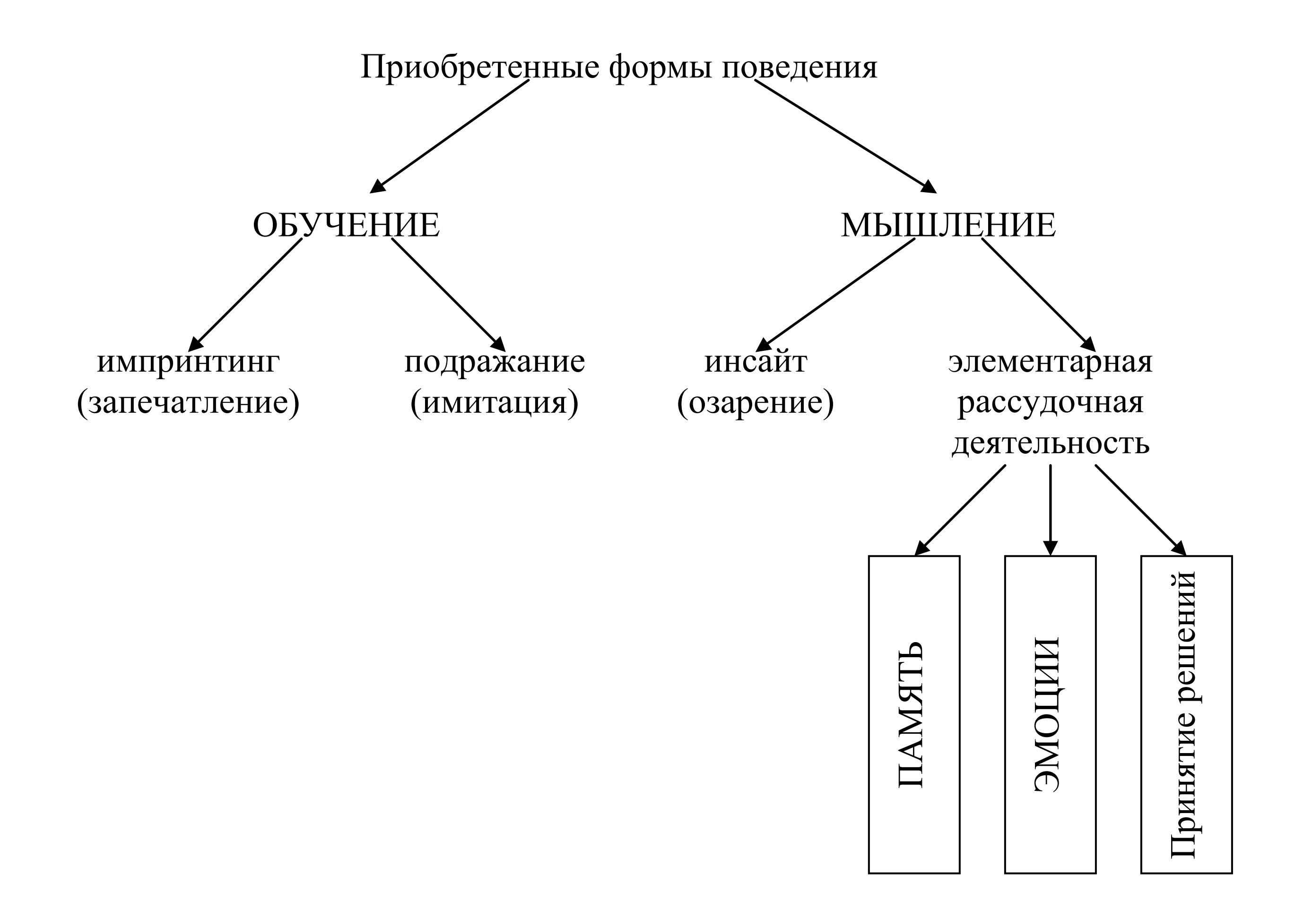


Рис. 10. Виды приобретенного поведения животных.

Рассмотрим более подробно формы обучения и такие феномены, присущие всем живым существам, начиная от амебы и заканчивая человеком, как память и эмоции.

5.1. Формы обучения животных

Формы обучения животных разнообразны, однако анализ литературных источников (Дьюсбери Д., 1981; Меннинг О., 1982; Томас Р., 1996; Пирс Дж., 1998; Зорина З.А., Полетаева И.И., 2001 и др.) показал три основные категории обучения в условиях эксперимента (лаборатории):

1. неассоциативное обучение – привыкание;
2. ассоциативное обучение:
   а) классические условные рефлексы;
   б) инструментальные условные рефлексы;
   в) дифференцировочные рефлексы;
3. когнитивные процессы:
   а) латентное обучение;
   б) обучение, основанное на представлениях о пространстве, порядке стимулов, времени и числе;
   в) выбор по образцу;
   г) элементарное мышление.

Неассоциативное обучение – привыкание – заключается в ослаблении реакции при повторных появлениях раздражителя. Любой раздражитель (стимул), действующий на органы чувств животного, вызывает у него соответствующую ответную реакцию, например, поворот головы в сторону света или звука, отдергивание конечности и др. Если стимул повторяется систематически, то реакция на него постепенно ослабевает и может совсем исчезнуть – происходит привыкание к раздражителю. Например, чучело, впервые поставленное на клубничную грядку, отпугивает птиц, но с течением времени их страх ослабевает, и они на него перестают реагировать.

Привыкание – наиболее примитивная форма обучения, отчетливо выраженная даже у низших организмов. Его успешно исследуют на животных, имеющих простую нервную систему – кишечнополостных,

червях, моллюсках, насекомых. Привыкание определяют как снижение вероятности появления реакции или уменьшение интенсивности при неоднократном повторении вызывающего ее раздражителя. Ослабление ответной реакции можно считать истинным привыканием только в том случае, когда оно обусловлено изменениями в центральной нервной системе, а не адаптацией рецепторов или утомлением. Применение какого-либо нового стимула прекращает процесс привыкания к прежнему раздражителю, и, угасшая было реакция на исходный раздражитель, полностью восстанавливается. Для привыкания характерно спонтанное восстановление, если действие стимула временно прекращается.

О. Меннинг (1982) отмечает, что привыкание представляет собой один из важных процессов приспособления поведения животных к условиям обитания. Маленькие животные, как, например черви Nereis, служащие добычей для хищников, не могут проводить слишком много времени, затаившись в своих трубках; в норме, для того, чтобы питаться, эти черви должны находиться вне трубок. При неожиданном затемнении они быстро прячутся, но не каждая тень обусловлена появлением хищной рыбы – ее может отбрасывать просто плывущий сверху пучок морской травы. Чаще всего, появляющиеся тени оказываются морской травой, а не хищниками, поэтому вполне адаптивно прекращать ответы на стимул, повторение которого не вызывает ожидаемых последствий.

Привыкание также играет важную роль в развитии поведения молодых животных, которым часто угрожает целый ряд хищников, и которые могут избегать любых крупных движущихся предметов. Они очень быстро научаются не реагировать на нейтральные стимулы (шелест листвы, скрип деревьев под порывами ветра и др.). Например, врожденная реакция только что вылупившихся цыплят сначала направлена на любой небольшой предмет, который контрастирует с фоном, но у них быстро наступает привыкание к неподходящим предметам. Вскоре цыплята начинают правильно реагировать на пищевые объекты.

Ассоциативное обучение характеризуется формированием в центральной нервной системе, а именно в головном мозге, временной связи между двумя возбужденными нервными центрами в результате действия стимулов, один из которых изначально был для животного безразличен (индифферентен), а другой выполнял роль вознаграждения или наказания. Другими словами, первый раздражитель является условным, а второй – безусловным. Следовательно, ассоциативное обучение – это процесс выработки условных рефлексов. О. Меннинг разделил их на условные рефлексы первого рода, или классические, и второго рода, или инструментальные. Последние часто называют обучением методом «проб и ошибок».

Классические условные рефлексы. В классических опытах И.П. Павлова с собаками часто использовался слюноотделительный рефлекс. Собаки выделяют слюну, когда им в ротовую полость попадает пища. И.П. Павлову удалось оценить силу ответа по количеству капель слюны, которые падали в воронку из фистулы слюнного протока (рис. 11 А). Голодную собаку помещали в станок (рис. 11 Б), ограничивали ее движения при помощи специальных лямок и изолировали от внешних раздражителей.

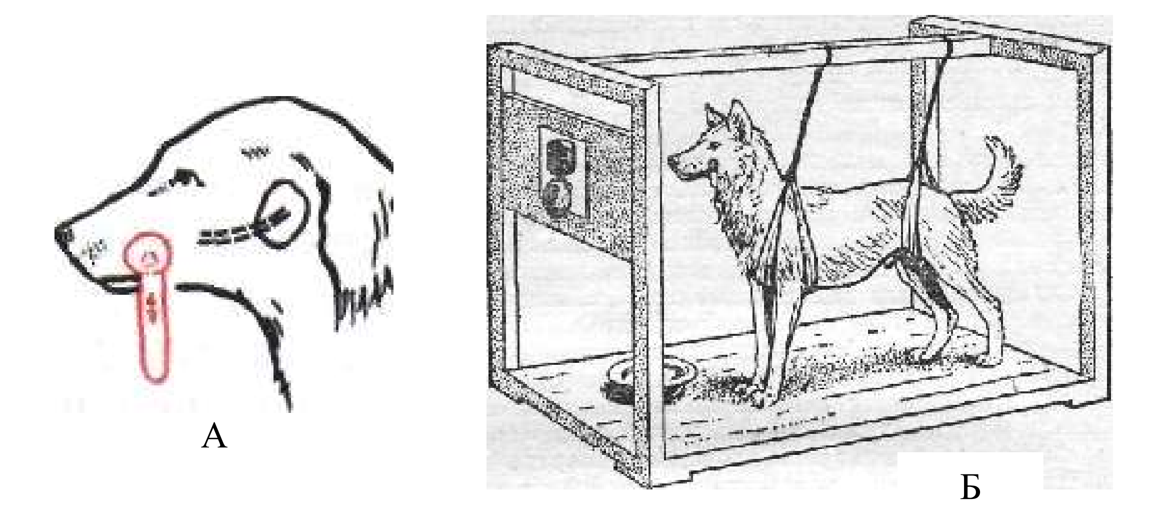


Рис. 11. А – фистула слюнного протока околоушной слюнной железы собаки;
Б – собака с фистулой протока слюнной железы в специальном станке.

Подопытной собаке в станке сначала включали контролируемый стимул – звонок (условный раздражитель - УР), а затем вводили в ротовую полость с помощью трубки мясной порошок (безусловный раздражитель - БР). Стандартная порция мясного порошка вызывала выделение определенного количества слюны. После 5-6 сочетаний УР с БР слюна начинала выделяться вскоре после звонка и до введения мясного порошка, т.е. вырабатывался условный рефлекс. И.П. Павлов обнаружил, что в качестве условного может выступать любой стимул (свет, звук метронома, болевое воздействие и др.), если он сам по себе не вызывает слишком сильного ответа. У очень голодных собак даже болезненные стимулы, которые первоначально заставляли их вздрагивать и бояться, довольно скоро начинали вызывать слюноотделение.

Классические условные рефлексы обнаружены у самых разных животных, от членистоногих до шимпанзе. Однако они образуются с разной скоростью в зависимости от того, какие физиологические системы вовлечены в их формирование. В настоящее время классические условные рефлексы наиболее часто исследуют на моделях, использующих вкусовое отвращение и реакцию третьего века – мигательной перепонки.

Условный рефлекс избегания пищевого яда легко формируется у крыс (в пищу добавляют хлорид лития), если введение его в организм сочетается с определенным вкусом пищи. Однако условный рефлекс избегнания яда формируется с трудом или не образуется совсем, если его введение сочетается со звуковым раздражением. Вкусовой стимул, сочетающийся с пищевым отравлением, ведет к образованию условнорефлекторного вкусового отвращения.

В природе у животных также вырабатывается условный рефлекс вкусового отвращения, что способствует адаптации животных к среде обитания. Например, птицы научаются избегать черных и оранжевых гусениц бабочки медведицы крестовниковой после того, как один-два раза их попробовали. Они связывают этот вкус с их окраской и проявляют реакцию

избегания не только в отношении этих гусениц, но и других черно-оранжевых насекомых. Благодаря такой генерализованной реакции хищников разнообразным ядовитым насекомым выгодно походить друг на друга (феномен называют мюллеровской мимикрией).

Дж. Гарсиа и сотр. (1976) нашли этому эффекту практическое применение в области охраны от хищников. Овцеводов запада США беспокоят койоты, нападающие на стада, поэтому они стремятся устранять их. С этой целью в овечью тушу впрыскивали хлористый литий. Поев такого мяса, койоты ощущали тошноту. Впоследствии они избегали запаха и вкуса овец и переключались на другую добычу. Фермеры сообщают о значительном снижении потерь овец после того, как на ранчо раскладывали несколько отравленных туш. Оказывается, овцы и койоты могут сосуществовать!

Классический условный рефлекс - сокращение мигательной перепонки при действии тактильного или звукового условного стимула - обычно изучают на кроликах. При действии на роговицу глаза безусловного раздражителя – воздушной струи или слабого удара тока, мигательная перепонка сокращается. Это сокращение можно регистрировать специальным прибором и оценивать его интенсивность. Если безусловное раздражение сочетать с каким-либо нейтральным (индифферентным) стимулом, например звуком, то после нескольких сочетаний мигательная перепонка будет сокращаться уже при изолированном действии этого звука, который становится условным сигналом.

Инструментальные условные рефлексы, или обучение методом «проб и ошибок». Начало исследований инструментальных, или оперантных, условных рефлексов связано с именем Э. Торндайка (основоположника бихевиоризма), хотя их анализ проводился и в лаборатории И.П. Павлова. Э. Торндайк первым предложил количественную оценку динамики обучения животного инструментальному навыку. Он создал метод «проблемных ящиков». Подопытное животное помещали в ящик, и оно должно было найти выход из него, открыв дверцу. Сначала животное совершало много разных

действий (проб), допуская при этом много ошибок, пока ему не удавалось случайно нажать на задвижку, запирающую дверь ящика. При последующих опытах оно освобождалось всё быстрее и быстрее. Такое обучение Э. Торндайк и назвал «методом проб и ошибок».

Между классическими и инструментальными рефлексами существуют следующие различия. При классических условных рефлексах временная связь между условным сигналом и безусловной реакцией возникает непроизвольно при действии безусловного раздражителя – подкрепления. Выделение слюны происходит в ответ на контакт корма с рецепторами полости рта, а затем эта реакция может стать условно-рефлекторной.

При инструментальных условных рефлексах подкрепление, например корм, дается лишь после того, как животное совершает определенное действие, которое не имеет прямой связи с безусловным раздражителем. При выработке инструментального рефлекса пищевое подкрепление изначально не связано ни с протягиванием лапы, ни с пробежкой в лабиринте. Животному дают корм сразу после того, как оно сделало такое движение, и вскоре животное будет его совершать, чтобы получить подкрепление (корм).

К категории инструментальных условных рефлексов относится формирование навыка нажатия на рычаг или клевания кнопки голубем для получения порции корма. Такие опыты проводил Б. Скиннер (1938), а придуманную им камеру стали называть камерой Скиннера (рис. 12). На одной из узких сторон камеры закреплена на шарнирах горизонтальная дощечка, которая может быть легко опущена вниз, затем возвращена пружиной в исходное положение. Под дощечкой находится чаша-кормушка. Снаружи за стенкой расположен сложный механизм, обеспечивающий падение в кормушку корма в виде шарика при нажатии дощечки. Всё сооружение напоминает торговый автомат (Фишель В., 1973). Камера оборудована автоматическим счетчиком, регистрирующим каждое нажатие

на рычаг. Чаще всего в качестве подопытного животного в камере Скиннера используют крыс.

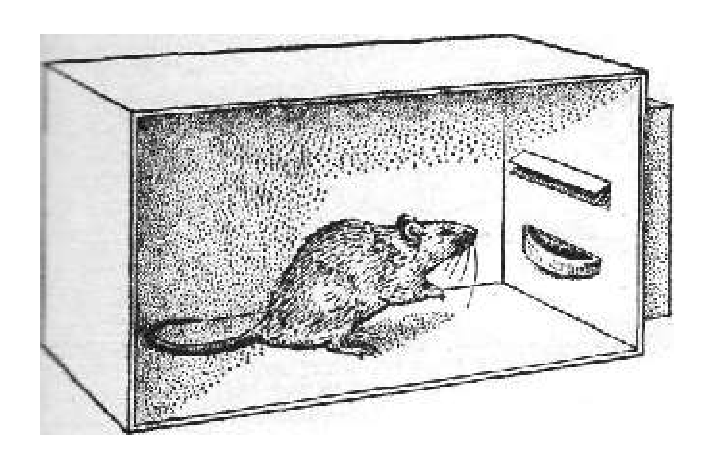


Рис. 12. Схема камеры Скиннера. Нажав на расположенную вверху подвижную дощечку, крыса получает пищу в кормушке (Фишель В., 1973).

К инструментальным рефлексам также относятся обучение подопытного животного находить путь к корму или избегать неприятные стимулы в лабиринте; реакция избегания болевого воздействия в камере. Например, в камере, где находится крыса, включению тока предшествует включение условного сигнала – звука или света. Чтобы избежать болевого воздействия крыса перебегает в другую половину камеры. По прошествии небольшого периода времени (его интервал варьируют, чтобы не вырабатывать у животного условного рефлекса на время) ток включают в той половине камеры, куда оно перебежало. Условный рефлекс считают выполненным, если животное перебегает в безопасную половину камеры во время действия условного сигнала и до включения тока.

Крысу также можно обучить нажимать на рычаг, если сначала сопровождать подкреплением любые ее действия в той части камеры, где он находится. Постепенно крыса обучается держаться вблизи рычага, и тогда подкрепление дают только в том случае, если она касается рычага мордой или лапкой (иногда на рычаг даже кладут корм). Через некоторое время

подкрепление дается только после выполнения четких движений – одного или нескольких нажатий лапкой на рычаг. Такое постепенное видоизменение поведения животного в результате вмешательства экспериментатора называется методом «последовательного приближения» или формированием поведения. С помощью данного метода у животных удается сформировать самые разнообразные, сложные и иногда неожиданные навыки. Этот метод широко используют при практической дрессировке животных.

При выработке инструментальных рефлексов условная реакция всегда предшествует подкреплению. Подкрепление должно происходить достаточно быстро. Выработка условного рефлекса происходит быстрее, если условный раздражитель предшествует безусловному и частично перекрывается с ним. Очень трудно выработать условный рефлекс, если действие условного раздражителя прекращается раньше, чем за секунду до начала действия безусловного стимула, или если условный раздражитель действует после прекращения действия безусловного стимула.

Как считает О. Меннинг (1982), отрицательный эффект отсрочки подкрепления часто можно преодолеть введением «вторичного подкрепления». Допустим, крысу обучают так, что подкрепление она получает в том случае, если в камере зажигается свет; тогда она будет учиться нажимать на рычаг для того, чтобы включить свет. При этом включение света и подкрепление должны перекрываться. Свет становится вторичным подкреплением, или промежуточным стимулом, «мостиком» между реакцией и первичным подкреплением – пищей. Промежуточные раздражители полезны для обучения животных, например, в цирке, когда зачастую трудно бывает осуществить подкрепление немедленно после реакции.

Имеются, однако, виды ассоциативного обучения, которые оказываются успешными, несмотря на то, что подкрепление может быть

отделено от реакции целыми часами. С. Барнет (Меннинг О., 1982) описывает, как дикие крысы откусывают лишь крошечные кусочки новой пищи, появляющейся на их территории. Если пища оказывается съедобной, в следующие ночи они съедают постепенно всё большие порции, пока, наконец, не начнут есть нормально. Если же пища была отравлена, то выжившие животные никогда больше не употребляют ее. Такое поведение высокоадаптивно и делает травлю крыс трудноразрешимой задачей. Здесь представляет интерес значение отсрочки между поеданием отравленной пищи (всегда покрытой сверху сладкой съедобной оболочкой) и появлением болезненных симптомов отравления. Некоторые яды, предназначенные для крыс, начинают действовать не менее чем через час. Лабораторные исследования подтвердили возможность обучения при значительных отсрочках подкрепления. Крысы способны не только научиться избегать отравленной приманки, которая начинает действовать не менее чем через час; если держать крыс на рационе с недостатком витамина В (тиамина), то крысы научатся выбирать пищу, содержащую это вещество, несмотря на то, что проходят многие часы между приемом пищи и моментом, когда они способны ощутить какое-то улучшение.

Подкрепление может быть столь длительно отставленным только при условии, что в качестве условного раздражителя используются вкусовые вещества. В опытах Гарсия и Келлинга крыс поили водным раствором сахарина через трубку, причем в момент питья каждый раз включали яркий свет. Одновременно крыс подвергали рентгеновскому облучению, которое вызывало у них тошноту по истечении часа. Постепенно крысы стали избегать пить раствор сахарина, однако не избегали вспышек света. Если же сочетать включение света, электрическое раздражение конечностей и питье сахарина, то крысы обучаются избегать свет, но продолжают пить сахарин. Крысы каким-то образом «подготовлены» связывать вкусовые ощущения с тошнотой после однократного сочетания и длительной отсрочки, в то время как связь между зрительными стимулами и тошнотой не образуется. Напротив, зрительные

раздражители легко связываются с электрическим раздражением, если они совпадают во времени, тогда как вкусовые раздражители с электрическими не связываются.

Раньше считали, что совпадение во времени и наличие подкрепления достаточно для того, чтобы связать любой раздражитель с любым ответом. Однако эксперименты, подобные приведенным выше, а также многие другие, показывают, что животные «приступают» к обучению, имея разнообразные внутренние склонности. Эти склонности связаны обычно с естественными приспособлениями, которые возникли в ходе эволюционного процесса. Голуби легко научаются клевать рычаг при пищевом подкреплении, но не могут научиться той же реакции, если она обеспечивает отключение электрического раздражения ног. Однако научить их поднимать крылья (компонент естественной оборонительной реакции) при том же электрическом раздражении удается легко. Животные имеют наследуемую тенденцию к специфическим видам обучения.

Хотя обучение происходит даже при одном сочетании, особенно если используется сильное отрицательное подкрепление, большинство видов ассоциативного обучения требует повторения. И.П. Павлов показал, что количество слюны, выделяемой под действием условного раздражителя, медленно увеличивается при каждом его сочетании с подкреплением, пока не достигает того же уровня, что и под действием безусловного раздражителя. У крысы, обучающейся в лабиринте, число ошибок постепенно падает по мере увеличения числа проб, так что наступает момент, когда она без колебаний бежит прямо к целевой камере, где находится пища.

Повторное подкрепление, в итоге, вызывает максимальный ответ, после чего уже нельзя показать (в пределах одной пробы), что обучение вызывает улучшение реакции. Чем дольше продолжают подкрепление ответа после достижения этого максимума (перетренировка или сверхтренировка), тем более устойчивым он становится к угасанию, т.е. после отмены подкрепления животное дольше продолжает реагировать на раздражитель.

Произведенный М.А. Герд анализ дрессировки указывает на сложность, гетерогенность и многоплановость поведения животных при дрессировке. Аналогичная картина наблюдается и при приобретении навыка животными в естественных условиях. Дрессировка осуществляется путем систематической тренировки животного, при которой подкрепляются требуемые двигательные реакции и их сочетания, и одновременно устраняются нежелательные. Специфическая трудность заключается в том, чтобы дать понять животному, какие действия оно должно выполнить.

Желаемые действия животного при дрессировке всегда выполняются в ответ на определенные сигналы человека. Интересно отметить, что довольно часто для выдрессированного животного основным сигналом становится не тот, который подает дрессировщик, а какое-то его действие или даже физиологическая реакция, автоматически совершаемые одновременно с сигналом. Подобное поведение животного зачастую совершенно ошибочно трактуется как улавливание мыслей дрессировщика на расстоянии или самостоятельное решение задач. Так, в начале XX в. большой популярностью пользовалась история «умного Ганса» - лошади, которая демонстрировала способность «считать», «складывать», «извлекать корни», отвечать на вопросы и т.п. Столь «разумное» поведение объяснялось тем, что конь научился замечать малоуловимые движения дрессировщика, которые тот непроизвольно совершал, видя, что конь вот-вот даст правильный ответ. Ориентируясь на эти условные сигналы, конь в нужный момент прекращал стучать копытом. Ниже более подробно приводится данная история.

В начале XX в. (1900-1904) барон В. фон Остен, убежденный в огромных умственных способностях лошадей, обучал нескольких из них различению цветов, азбуке и «счету». Узнавание каждой буквы или цифры лошадь обозначала соответствующим числом ударов копытом. Друг фон Остена художник Редлих обучил таким же образом свою собаку. Наиболее способным учеником оказался орловский рысак Ганс, который производил достаточно сложные арифметические подсчеты, отвечал на разнообразные

вопросы, а иногда высказывался по собственной инициативе. Так, супруги Н.Н. и А.Ф. Котс, специально приехавшие для знакомства с ним в 1913 г., рассказывали, что после нескольких относительно коротких ответов на вопросы Ганс заявил: «В поле я встретил милую госпожу Краль, которая меня кормила».

Поведение его было столь впечатляющим, что вводило в заблуждение не только публику, но даже членов специальных комиссий, включая Н.Н. Ладыгину-Котс. Предполагали, что хозяин подает коню некие скрытые сигналы (как дрессировщик - цирковым животным), однако его обследовали 13 экспертов (комиссия психолога К. Штумпфа) и не обнаружили никакого обмана. Они засвидетельствовали, что Ганс действительно «считает» и никаких скрытых сигналов ему не подают. И лишь много позднее наблюдатели постепенно заметили, что Ганс отвечает только на те вопросы, ответ на которые знает сам экспериментатор. Специальный анализ, проведенный психологом О. Пфунгстом, показал, что животное реагирует на мельчайшие непроизвольные (идеомоторные) движения экспериментатора, например на отклонения корпуса на 2 мм, микродвижения бровей, мимику и т.п. Эта невольная подача сигналов происходила, по-видимому, из-за эмоционального напряжения человека, по мере того как число ударов копытом приближалось к искомому. Даже картонный щит, которым пробовал отгородиться от Ганса экспериментатор, не помогал: животное все равно улавливало какие-то только ему понятные знаки для определения правильного ответа.

Для проверки своего предположения Пфунгст специально научил Ганса реагировать на микродвижения, которые он совершал уже сознательно, и продемонстрировал комиссии механизм и природу «математических способностей» этой лошади (по Ладыгиной-Котс, 1914).

Как указывают З.А. Зорина и И.И. Полетаева (2001) (http: www.etology.ru), история «умного Ганса» оставила заметный след в развитии науки о поведении животных:

- она показала, сколь сложное поведение могло быть результатом обучения методом проб и ошибок;

- продемонстрировала, что в основе поведения этой «мыслящей лошади» лежали чисто условно-рефлекторные, а не связанные с мышлением, механизмы;

- впервые привлекла внимание к проблеме чистоты эксперимента с точки зрения возможности неосознанного влияния экспериментатора на его результаты;

- заставила по-новому взглянуть на возможности восприятия животных. Способность лошадей уловить едва заметные движения человека свидетельствовала об их большой наблюдательности и возможности концентрировать внимание.

Дифференцировочные условные рефлексы. Каждое животное и человек постоянно сталкивается с необходимосью дифференцировки похожих раздражителей. Так, например, первое время после приобретения мобильного телефона, человек остро реагирует на любую мелодию звонка, а также на любой, отдаленно напоминающий его звук. Со временем ориентировочная реакция на звонки чужих телефонов притупляется, и человек начинает слышать только свой звонок. Собака, впервые вышедшая на прогулку в новом месте, сначала просто находит пахучие метки, оставленные именно собаками, а позже научается определять их индивидуальную принадлежность.

Эксперименты по выработке дифференцировочных условных рефлексов часто проводят в лабораторных условиях, преследуя различные научные цели. Данный эксперимент проводится в несколько этапов:

1. У животного вырабатывают нужный условный рефлекс. Как известно, в начале формирования условного рефлекса животное реагирует не только на строго конкретный условный стимул, например звук определенной частоты, но и на сходные с ним звуки, хотя и не полностью ему идентичные,

например звуки близких частот. Эта стадия выработки условного рефлекса называется генерализацией.

2. После того, как условный рефлекс выработан, экспериментатор продолжает подкреплять (пищей или избавлением от опасности) условную реакцию только на определенный сигнал и не подкрепляет ответов на сходные, и в результате они постепенно угасают. Например, собака получает подкрепление только при положительной реакции на вспышку лампочки 60 вт. Положительные реакции на вспыхивание лампочек другой яркости не поощряются. В конце концов собака научается дифференцировать весьма похожие сигналы.

Как было показано Л.Г. Ворониным (1984), при комбинации отдельных условных рефлексов возникают новые свойства, не сводимые к свойствам суммы исходных рефлексов. Происходит образование так называемых систем дифференцировочных условных рефлексов, или просто «систем». Такие системы Л. Г. Воронин считал целостными функциональными единицами, из которых складывается психическая деятельность.

В основе формирования дифференцировочных условных рефлексов лежит дифференцировочное торможение - один из видов внутреннего торможения.

Метод выработки дифференцировочных УР в разных его комбинациях является одним из ведущих в физиологии ВНД и используется как инструмент для исследования целого ряда проблем. Так, при помощи выработки у животного дифференцировки двух цветовых стимулов, можно изучать механизмы восприятия цвета, выравнивая их другие параметры (яркость, оттенки). В случае невозможности выработать устойчивую дифференцировку такой пары стимулов у животного, можно сделать вывод о том, что оно не способно воспринимать различия между двумя зрительными стимулами (цветами спектра) в силу особенностей развития органов чувств.

Экспериментальные данные, полученные с помощью метода дифференцировочных условных рефлексов, создали основу для сравнительной оценки способности животных к обучению и показали, что в процессе такого обучения, наряду с ассоциативными, участвуют и механизмы другого уровня – когнитивные.

Когнитивные (познавательные) процессы (по З.А. Зориной, И.И. Полетаевой, 2001). Термин «*когнитивные»,* или «*познавательные»,* процессы употребляют для обозначения тех видов поведения животных и человека, в основе которых лежит не условно-рефлекторный ответ на воздействие внешних стимулов, а формирование внутренних (мысленных) представлений о событиях и связях между ними.

И.С. Бериташвили называет их психонервными образами, или психонервными представлениями, Л.А. Фирсов (1972; 1993) - образной памятью. Д. Мак-Фарленд (1982) подчеркивает, что когнитивная деятельность животных относится к мыслительным процессам, которые зачастую недоступны прямому наблюдению, однако их существование возможно выявить в эксперименте.

Наличие представлений обнаруживается в тех случаях, когда субъект (человек или животное) совершает действие без влияния любого физически реального стимула. Такое возможно, например, когда он извлекает информацию из памяти или мысленно восполняет отсутствующие элементы действующего стимула. В то же время формирование мысленных представлений может никак не проявляться в исполнительной деятельности организма и обнаружится лишь позднее, в какой-то определенный момент.

Внутренние представления могут отражать самые разные типы сенсорной информации, не только абсолютные, но и относительные признаки стимулов, а также соотношения между разными стимулами и между событиями прошлого опыта. По образному выражению, животное создает некую внутреннюю картину мира, включающую комплекс представлений «*что», «где», «когда».* Они лежат в основе обработки информации о

временных, числовых и пространственных характеристиках среды и тесно связаны с процессами памяти. Различают также образные и абстрактные (отвлеченные) представления. Последние рассматривают как основу формирования довербальных (дословесных) понятий.

Основными методами изучения когнитивных процессов являются:

1. использование дифференцировочных условных рефлексов для оценки когнитивных способностей животных;
2. формирование «установки на обучение»;
3. метод отсроченных реакций;
4. метод обучения в лабиринтах.

Дадим краткую характеристику указанных методов.

1. <u>Использование дифференцировочных условных рефлексов для оценки когнитивных способностей животных.</u> Для изучения когнитивных процессов у животных широкое применение находят различные методики, основанные на выработке у животных дифференцировочных условных рефлексов и их систем. Порядок предъявления стимулов может быть последовательным или одновременным.

При последовательном предъявлении стимула животное должно научиться давать положительный ответ в ответ на стимул А и воздерживаться от реакции при включении стимула Б. Выработка дифференцировки состоит в торможении реакции на второй стимул.

При *одновременном* предъявлении конкретной пары стимулов животное учится различать стимулы по нескольким абсолютным признакам. Например, при дифференцировке стимулов по их конфигурации животному одновременно показывают две фигуры - круг и квадрат, при этом подкрепляют выбор одной из них, например круга. Выработка и упрочение такой реакции требует, как правило, многих десятков сочетаний. Предъявление стимулов может осуществляться в соответствии с двумя режимами: повторением одной пары стимулов до достижения критерия и

чередованием нескольких пар стимулов при систематическом варьировании второстепенных параметров.

При систематическом варьировании второстепенных параметров стимулов можно оценивать способность животных различать не только данную конкретную пару раздражителей, но и их *обобщенные* признаки, совпадающие у многих пар. Например, животных можно обучить различать не конкретные круг и квадрат, а любые круги и квадраты независимо от их размера, цвета, ориентации и т.п. С этой целью в процессе обучения каждый следующий раз им предлагают новую пару стимулов (новые круг и квадрат). Новая пара отличается от остальных по всем второстепенным признакам стимулов - цвету, форме, размерам, ориентации и т.п., но сходна по их основному параметру - геометрической форме, различения которой и предполагается добиться. В результате такой тренировки у животного постепенно происходит обобщение основного признака и отвлечение от второстепенных, в данном случае круга.

Таким образом, можно исследовать не только способность животных к обучению, но и *способность к обобщению,* являющуюся одним из важнейших свойств довербального мышления животных. Одним из глобальных вопросов, постоянно встающим перед исследователями, является поиск различий в способности к обучению у разных таксономических групп как оценки особенностей их высшей нервной деятельности.

Как было показано многими учеными, животные с разным уровнем структурно-функциональной организации мозга практически не различаются по способности и скорости выработки простых форм условных рефлексов. Не удалось обнаружить подобных различий и в образовании отдельных дифференцировочных условных рефлексов. Однако, благодаря использованию их в качестве элементарных единиц обучения и созданию их разнообразных комбинаций, было разработано несколько экспериментальных методик, позволяющих оценивать способность к сложным формам обучения, или серийному обучению.

2. Формирование «установки на обучение» - метод разработан американским исследователем Г. Харлоу. Данный тест нашел широкое применение для оценки как индивидуальных способностей животного, так и в качестве сравнительного метода.

Этот метод заключается в следующем. Сначала животное обучают простой дифференцировке - выбору одного из двух стимулов, например: есть из одной из двух стоящих рядом кормушек, - той, которая находится постоянно слева. После того, как у животного выработался прочный условный рефлекс на местоположение корма, его начинают класть в кормушку, расположенную справа. Когда у животного вырабатывается новый условный рефлекс, корм снова начинают класть в левую кормушку. По завершении второй стадии обучения формируют третью дифференцировку, затем четвертую и т. д. Обычно, после достаточно большого количества дифференцировок, скорость их выработки начинает возрастать. В конце концов животное перестает действовать методом проб и ошибок, и, не найдя корм при первом предъявлении в очередной серии, уже при втором предъявлении действует адекватно, в соответствии с усвоенным им ранее правилом, которое принято называть «*установкой на обучение*». Данное правило заключается в том, чтобы «выбирать тот же предмет, что и в первой пробе, если его выбор сопровождался подкреплением, или другой, если подкрепление получено не было» (рис. 13).

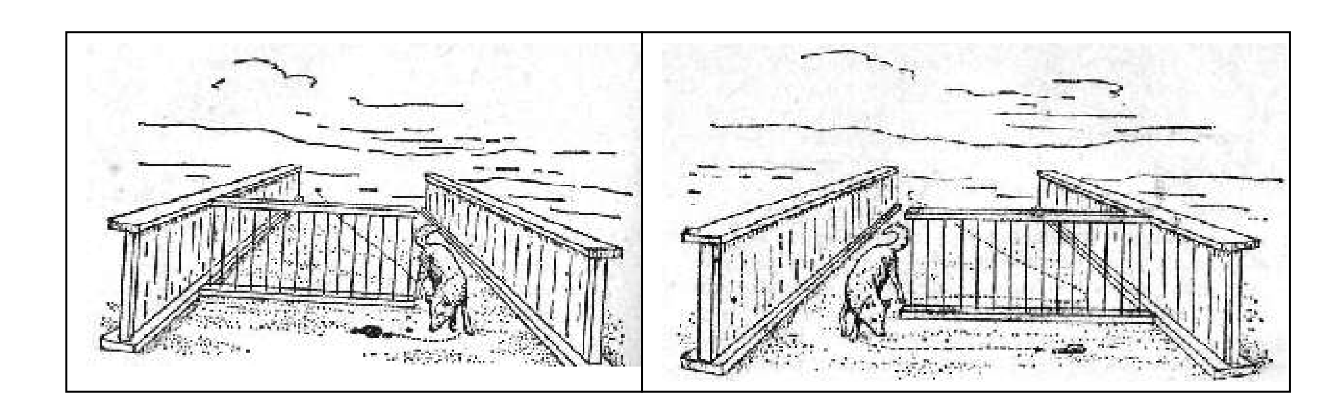


Рис. 13. Собака научилась обходить решетку слева. Решетку передвинули так, что теперь ее надо обойти справа. Однако собака бежит сначала, как и до этого, налево (Фишель В., 1973).

Существует множество модификаций данной методики, кроме описанной формы «лево-право», возможны выработки дифференцировочных условных рефлексов на самые разные стимулы. В классических экспериментах Харлоу обезьян макак-резусов обучали дифференцировать игрушки или мелкие предметы обихода. По достижении определенного критерия выработки дифференцировки начинали следующую серию: животному предлагали два новых стимула, ничем не похожих на первые.

Методом формирования установки на обучение впервые была получена широкая сравнительная характеристика обучаемости животных разных систематических групп, которая в определенной степени коррелировала с показателями организации мозга. Очевидно вместе с тем, что эти результаты свидетельствовали о существовании у животных каких-то процессов, выходящих за рамки простого образования дифференцировочных условных рефлексов. Харлоу считает, что в ходе такой процедуры животное «учится учиться». Оно освобождается от связи «стимул-реакция» и переходит от ассоциативного обучения к инсайт-подобному обучению с одной пробы.

Л.А. Фирсов считает, что этот вид обучения по своей сути и по лежащим в его основе механизмам близок к процессу обобщения, при котором выявляется общее правило решения многих однотипных задач.

3. Метод отсроченных реакций – применяется для изучения процессов представления. Он был предложен У. Хантером в 1913 г. для оценки способности животного реагировать *на воспоминание* о стимуле в отсутствие этого реального стимула и назван им *методом отсроченных реакций.*

В опытах Хантера животное (в данном случае енота) помещали в клетку с тремя одинаковыми и симметрично расположенными дверцами для выхода. Над одной из них на короткое время зажигали лампочку, а потом еноту давали возможность подойти к любой из дверок. Если он выбирал

дверцу, над которой зажигалась лампочка, то получал подкрепление. При соответствующей тренировке животные выбирали нужную дверцу даже после 25-секундной отсрочки - интервала между выключением лампочки и возможностью сделать выбор.

Позже данная задача была несколько модифицирована другими исследователями. На глазах у животного, имеющего достаточно высокий уровень пищевой возбудимости, в один из двух (или трех) ящиков помещают корм. По истечении периода отсрочки, животное выпускают из клетки или убирают отделяющую его преграду. Его задача - выбрать ящик с кормом.

Успешное решение теста на отсроченные реакции считается доказательством наличия у животного *мысленного представления* о спрятанном предмете (его образа), т.е. существования какой-то активности мозга, которая в этом случае подменяет информацию от органов чувств. С помощью этого метода было проведено исследование отсроченных реакций у представителей различных видов животных и было продемонстрировано, что их поведение может направляться не только действующими в данный момент стимулами, но также и *хранящимися в памяти следами, образами или представлениями об отсутствующих стимулах.*

В классическом тесте на отсроченные реакции представители различных видов проявляют себя по-разному. Собаки, например, после того как корм положен в один из ящиков, ориентируют тело по направлению к нему и сохраняют эту неподвижную позу в течение всего периода отсрочки, а по ее окончании сразу бросаются вперед и выбирают нужный ящик. Другие животные в подобных случаях не сохраняют определенной позы и могут даже разгуливать по клетке, что не мешает им, тем не менее, правильно обнаруживать приманку. У шимпанзе формируется не просто представление об ожидаемом подкреплении, но ожидание определенного его вида. Так, если вместо показанного в начале опыта банана после отсрочки обезьяны обнаруживали салат (менее ими любимый), то отказывались его брать и искали банан. Мысленные представления контролируют и гораздо более

сложные формы поведения. Многочисленные свидетельства этого были получены и в специальных экспериментах, и в наблюдениях за повседневным поведением обезьян в неволе и естественной среде обитания.

Пространственное обучение. Современная теория «когнитивных карт». Одно из наиболее популярных направлений в анализе когнитивных процессов у животных - это *анализ обучения «пространственным» навыкам* с использованием методов водного и радиального лабиринтов.

4. Метод обучения в лабиринтах. Метод лабиринта является одним из самых давних и широко распространенных методов изучения сложных форм поведения животных. Лабиринты могут иметь разную форму и, в зависимости от ее сложности, могут использоваться как при исследовании условно рефлекторной деятельности, так и для оценки когнитивных процессов животных (рис. 14, 15).

Перед подопытным животным, помещенным в лабиринт, ставится задача нахождения пути к определенной цели, чаще всего пищевой приманке. В некоторых случаях целью может служить убежище или другие благоприятные условия. Иногда при отклонениях животного от правильного пути оно получает наказание.

В простейшем виде лабиринт имеет вид Т-образного коридора или трубки. В этом случае при повороте в одну сторону животное получает награду, при повороте в другую его оставляют без награды или даже наказывают. Более сложные лабиринты слагаются из разных комбинаций Т-образных или подобных им элементов и тупиков, заход в которые расценивается как ошибки животного. Результаты прохождения животным лабиринта определяются, как правило, по скорости достижения цели и по количеству допущенных ошибок.

Для изготовления лабиринта из мостиков используют планки длиной до 70 см и устанавливают их на стойки высотой 30 см. Преимущество

открытых лабиринтов перед закрытыми состоит в том, что при необходимости мостики можно переставлять.

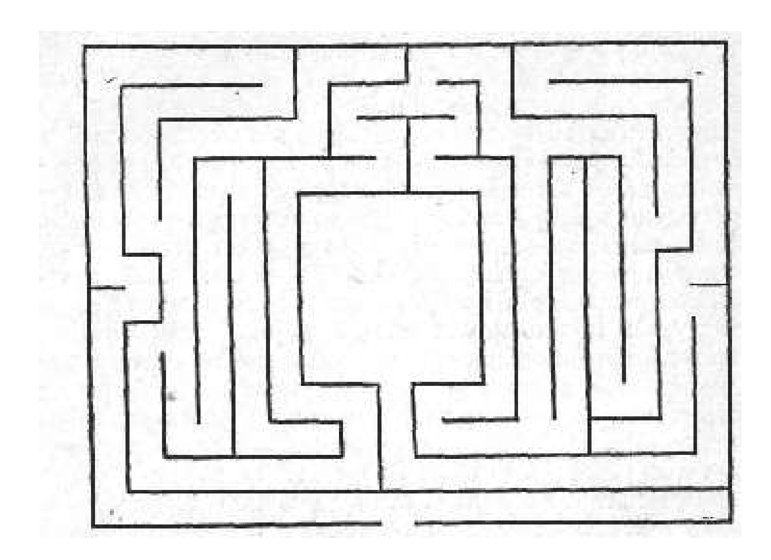


Рис. 14. Система ходов, служившая первым лабиринтом для обучения крыс (Фишель В., 1973).

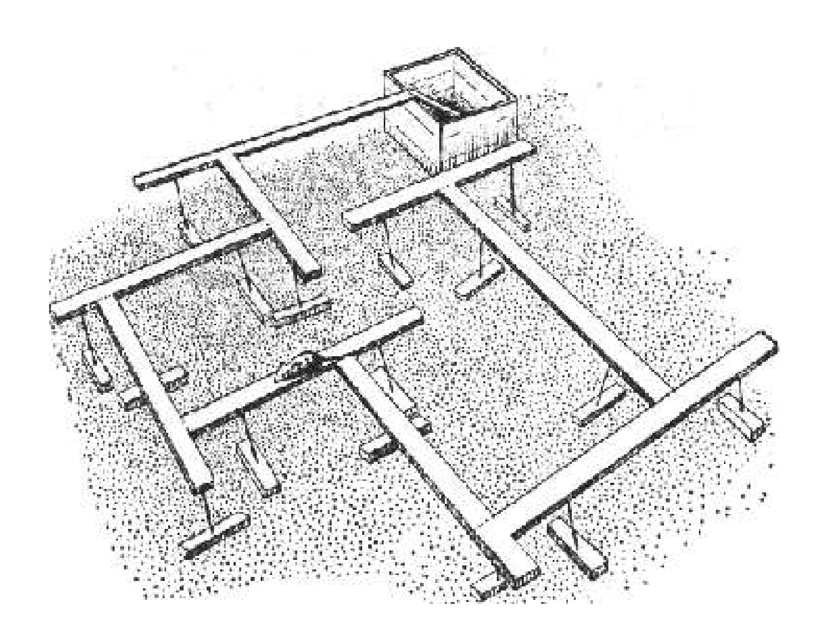


Рис. 15. В лабиринте, составленном из мостиков, крыса учится находить кратчайший путь к своему ящичку-гнезду (Фишель В., 1973).

Метод лабиринта позволяет изучать как вопросы, связанные непосредственно со способностью животных к обучению, так и вопросы пространственной ориентации, в частности роль кожно-мышечной и других

форм чувствительности, памяти, способности к переносу двигательных навыков в новые условия, к формированию чувственных ощущений и т.д.

Крысы, как и другие животные, из двух известных путей выбирают кратчайший. О каждом мышечном движении через определенные нервные пути передается обратный сигнал в мозг. Там возникает локализованное возбуждение. В зависимости от его степени животное в соответствии с прежним опытом либо делает поворот, либо бежит прямо. Таким образом, поведение управляется мышечными ощущениями и основано на чувстве движения, или кинестезии. Кинестезия также играет большую роль и в поведении людей. Например, если человек кладет ручку на одно и то же место письменного стола, то ему не обязательно смотреть, где она находится, когда ему её нужно взять. Часто повторяемое движение управляется кинестетически. Кинестезия является важным средством ориентации, благодаря которому крыса научается находить в лабиринте правильный путь. Исследования показали, что слепые крысы также хорошо научаются ориентироваться в лабиринте, как и зрячие.

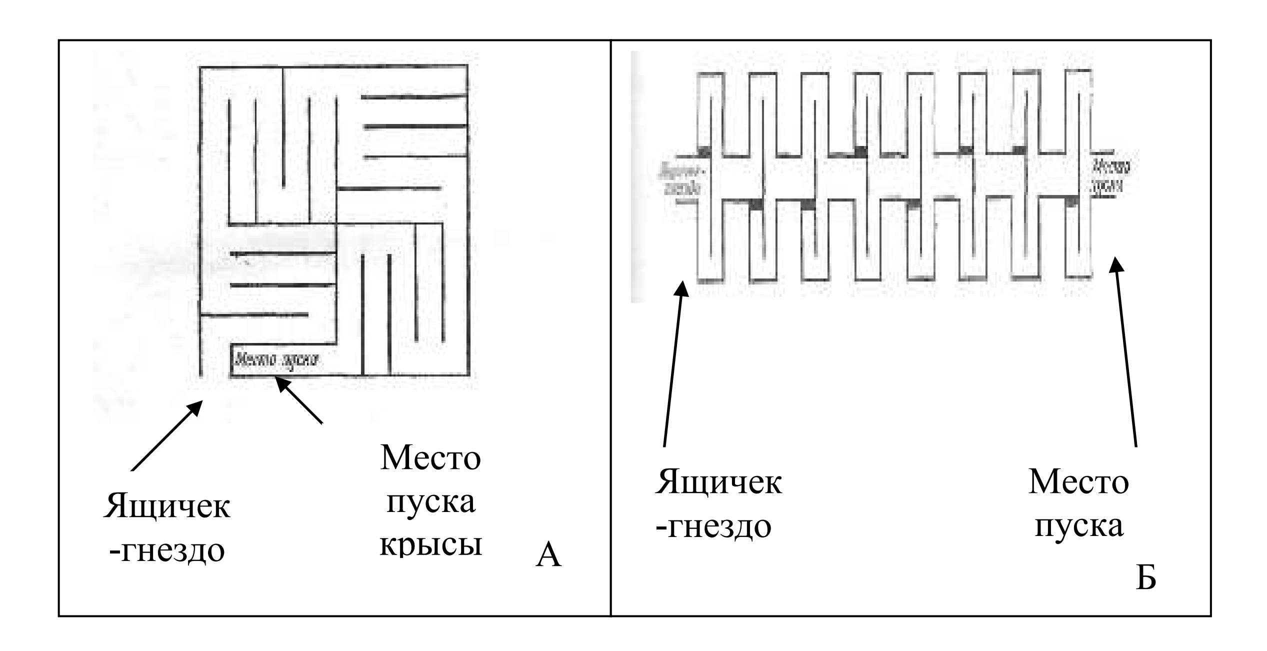


Рис. 16. Планы разных форм лабиринта: А – с параллельными ходами; Б – с последовательно расположенными камерами (Фишель В., 1973).

Исследования В. Фишель (1973) с сотр. показали, что разные формы лабиринтов по-разному осваиваются крысами. Два лабиринта на рис. 16 значительно отличаются друг от друга планом построения. Испытания на 50 крысах продемонстрировали, что крысы, успешно и быстро обучавшиеся сначала в первом лабиринте, во втором допускают значительно больше ошибок.

Для изучения когнитивных способностей животных чаще всего используют *радиальный и водный лабиринты.*

Обучение в радиальном лабиринте. Методика изучения способности животных к обучению в радиальном лабиринте была предложена американским исследователем Д. Олтоном. Обычно радиальный лабиринт состоит из центральной камеры и 8 (или 12) лучей, открытых или закрытых (называемых в этом случае отсеками, или коридорами). В опытах на крысах длина лучей лабиринта варьирует от 100 до 140 см. Для экспериментов на мышах лучи делают короче. Перед началом опыта в конец каждого коридора помещают пищу. После процедуры приучения к обстановке опыта голодное животное сажают в центральный отсек, и оно начинает заходить в лучи в поисках пищи. При повторном заходе в тот же отсек животное пищи больше не получает, а такой выбор классифицируется экспериментатором как ошибочный.

По ходу опыта у крыс формируется мысленное представление о пространственной структуре лабиринта. Животные помнят о том, какие отсеки они уже посетили, а в ходе повторных тренировок «мысленная карта» данной среды постепенно совершенствуется. Уже после 7-10 сеансов обучения крыса безошибочно (или почти безошибочно) заходит только в те отсеки, где есть подкрепление, и воздерживается от посещения тех отсеков, где она только что была.

Метод радиального лабиринта позволяет оценивать:

- формирование пространственной памяти животных;

- соотношение таких категорий пространственной памяти, как *рабочая и референтная.*
- наличие определенных *стратегий поиска* пищи у животных.

Рабочей памятью называют сохранение информации в пределах одного опыта. *Референтная* память хранит информацию, существенную для освоения лабиринта в целом.

Стратегии поиска пищи животными (главным образом крысами) подразделяются на алло- и эгоцентрические. При *аллоцентрической стратегии* животное при поиске пищи полагается на свое мысленное представление о пространственной структуре данной среды. *Эгоцентрическая стратегия* основана на знании животным конкретных ориентиров и сопоставлении с ними положения своего тела. Такое деление в большой степени условно, и животное, в особенности в процессе обучения, может параллельно использовать элементы обеих стратегий. Доказательства использования крысами аллоцентрической стратегии (мысленной карты) базируются на многочисленных контрольных экспериментах, в ходе которых либо вводятся новые, «сбивающие» с пути ориентиры (или, наоборот, подсказки), либо меняется ориентация всего лабиринта относительно ранее неподвижных координат и т.д.

Обучение в водном лабиринте Морриса (водный тест). В начале 80-х гг. шотландский исследователь Р. Моррис предложил для исследования способности животных к формированию пространственных представлений использовать водный лабиринт. Метод приобрел большую популярность, и его стали называть «водным лабиринтом Морриса».

Принцип метода заключается в следующем. Животное (обычно мышь или крысу) выпускают в бассейн с водой. Из бассейна нет выхода, но имеется невидимая (вода замутнена) подводная платформа, которая может послужить убежищем: отыскав ее, животное может выбраться из воды. В следующем опыте животное через некоторое время выпускают плавать уже из другой точки периметра бассейна. Постепенно время, которое проходит от пуска

животного до отыскания платформы, укорачивается, а путь упрощается. Это свидетельствует о формировании у него представления о пространственном расположении платформы на основе внешних по отношению к бассейну ориентиров. Подобная мысленная карта может быть более или менее точной, а определить, в какой степени животное помнит положение платформы, можно, переместив ее в новое положение. В этом случае время, которое животное проведет, плавая над старым местоположением платформы, будет показателем прочности следа памяти.

Создание специальных технических средств автоматизации эксперимента с водным лабиринтом и программного обеспечения для анализа результатов позволило использовать такие данные для точных количественных сравнений поведения животных в тесте.

«Мысленный план» лабиринта. Одним из первых гипотезу о роли представлений в обучении животных выдвинул Э. Толмен в 30-х гг. XX в. Исследуя поведение крыс в лабиринтах разной конструкции, он пришел к выводу, что общепринятая в то время схема «стимул-реакция» не может удовлетворительно описать поведение животного, усвоившего ориентацию в такой сложной среде, как лабиринт. Э. Толмен высказал предположение, что в период между действием стимула и ответной реакцией в мозге совершается определенная цепь процессов – «внутренние, или промежуточные, переменные», которые определяют последующее поведение. Сами эти процессы, по мнению Э. Толмена, можно исследовать строго объективно по их функциональному проявлению в поведении.

В процессе обучения у животного формируется «*когнитивная карта»* всех признаков лабиринта, или его «*мысленный план»*. Затем на основе этого «плана» животное выстраивает свое поведение. Образование «мысленного плана» может происходить и в отсутствие подкрепления, в процессе ориентировочно-исследовательской активности. Этот феномен Э. Толмен назвал **латентным обучением.** Сходных взглядов на организацию поведения

придерживался И.С. Бериташвили (1974). Ему принадлежит термин – *«поведение, направляемое образом».* И.С. Бериташвили продемонстрировал способность собак к формированию представлений о структуре пространства, а также «психонервных образов» предметов. Ученики и последователи И.С. Бериташвили показали пути видоизменения и совершенствования образной памяти в процессе эволюции, а также в онтогенезе, базируясь на данных по пространственной ориентации животных.

Латентное обучение (по У. Торпу) - это «...образование связи между индифферентными стимулами или ситуациями в отсутствие явного подкрепления». Элементы латентного обучения присутствуют практически в любом процессе обучения, но могут быть выявлены только в специальных опытах.

В естественных условиях латентное обучение возможно благодаря исследовательской активности животного в новой ситуации. Оно обнаружено не только у позвоночных. Эту или сходную способность для ориентации на местности используют, например, многие насекомые. Так, пчела или оса, прежде чем улететь от гнезда, совершает «рекогносцировочный» полет над ним, что позволяет ей фиксировать в памяти «мысленный план» данного участка местности.

Наличие такого латентного (скрытого) знания выражается в том, что животное, которому предварительно дали ознакомиться с обстановкой опыта, обучается быстрее, чем контрольное, не имевшее такой возможности.

Способность животных к ориентации в пространстве. Существует целый ряд подходов к исследованию формирования у животного пространственных представлений. Некоторые из них связаны с оценкой ориентации животных в естественных условиях. Для изучения пространственной ориентации в лабораторной обстановке чаще всего

используют две методики - *радиальный и водный лабиринты.* Роль пространственных представлений и пространственной памяти в формировании поведения в основном исследуется на грызунах, а также некоторых видах птиц.

Экспериментальное изучение способности животных ориентироваться в пространстве (при помощи методов лабиринтов), показало, что при отыскании пути к цели животные могут использовать разные способы, которые называют по аналогии с прокладыванием морских путей:

- *счислением пути;*
- *использованием ориентиров;*
- *навигацией по карте.*

Животное может одновременно пользоваться всеми тремя способами в разных комбинациях, т.е. они взаимно не исключают друг друга. Однако эти способы принципиально различаются по природе той информации, на которую животное опирается при выборе того или иного поведения, а также по характеру тех внутренних «представлений», которые у него при этом формируются.

Счисление пути - наиболее примитивный способ ориентации в пространстве, он не связан с внешней информацией. Животное отслеживает свое перемещение, а интегральная информация о пройденном пути, по-видимому, обеспечивается соотнесением этого пути и затраченного времени. Данный способ неточен, и именно из-за этого у высокоорганизованных животных его практически нельзя наблюдать в изолированном виде.

Использование ориентиров - нередко сочетается со «счислением пути». Этот тип ориентации в большой степени близок формированию связей типа «стимул-реакция». Особенность «работы по ориентирам» состоит в том, что животное использует их строго поочередно, по одному. Путь, который запоминает животное, представляет собой цепь ассоциативных связей.

При ориентации по местности («навигации по карте») животное использует встречающиеся ему предметы и знаки как точки отсчета для определения дальнейшего пути, включая их в интегральную картину представлений о местности.

Многочисленные наблюдения за животными в среде их естественного обитания показывают, что они прекрасно ориентируются на местности, используя те же способы. Каждое животное хранит в своей памяти мысленный план своего участка обитания. Так, эксперименты, проведенные на мышах, показали, что грызуны, обитавшие в большом вольере, представлявшем собой участок леса, прекрасно знали расположение всех возможных убежищ, источников корма, воды и т.д. Сова, выпущенная в этот вольер, оказывалась способной поймать лишь отдельных молодых зверьков. В то же время, когда мышей и сов в вольер выпускали одновременно, совы вылавливали практически всех грызунов в течение первой же ночи. Мыши, не успевшие сформировать когнитивный план местности, не способны были найти нужных укрытий.

Огромное значение имеют мысленные карты и в жизни высокоорганизованных животных. Так, по утверждениям Дж. Гудолл (1992), «карта», хранящаяся в памяти шимпанзе, позволяет им легко находить пищевые ресурсы, разбросанные на площади 24 кв. км в пределах заповедника Гомбе, и сотен кв. км у популяций, обитающих в других частях Африки. Пространственная память обезьян хранит не только расположение крупных источников пищи, например, больших групп обильно плодоносящих деревьев, но и местонахождение отдельных таких деревьев и даже одиночных термитников. В течение, по крайней мере, нескольких недель они помнят о том, где происходили те или иные важные события, например, конфликты между сообществами.

Многолетние наблюдения В.С. Пажетнова (1990) за бурыми медведями в Тверской области позволили объективно охарактеризовать, какую роль играет мысленный план местности в организации их поведения.

По следам животного натуралист может воспроизвести детали его охоты на крупную добычу, перемещения медведя весной после выхода из берлоги и в других ситуациях. Оказалось, что медведи часто используют такие приемы, как «срезание пути» при одиночной охоте, обход жертвы за многие сотни метров и др. Это возможно лишь при наличии у взрослого медведя *четкой мысленной карты* района своего обитания.

Обучение «выбору по образцу» - один из видов когнитивной деятельности, также основанный на формировании у животного внутренних представлений о среде. Однако в отличие от обучения в лабиринтах, этот экспериментальный подход связан с обработкой информации не о пространственных признаках, а о соотношениях между стимулами - наличии сходства или отличия между ними.

Метод «выбора по образцу» был введен в начале XX в. Н.Н. Ладыгиной-Котс и с тех пор широко используется в психологии и физиологии. Он состоит в том, что животному демонстрируют стимул-образец и два или несколько стимулов для сопоставления с ним, подкрепляя выбор того, который соответствует образцу.

Существует несколько вариантов «выбора по образцу»:

- альтернативный – выбор из двух стимулов;
- множественный – выбор из нескольких стимулов;
- отставленный выбор – подбор «пары» предъявленному стимулу животное производит в отсутствие образца, ориентируясь не на реальный стимул, а на его мысленный образ, на представление о нем.

Когда животное выбирает нужный стимул, оно получает подкрепление. После упрочения реакции стимулы начинают варьировать, проверяя, насколько прочно животное усвоило правила выбора. Следует подчеркнуть, что речь идет не о простой выработке связи между определенным стимулом и реакцией, а о процессе формирования *правила*

выбора, основанного на *представлении о соотношении образца и одного из стимулов.*

Успешное решение задачи при отставленном выборе также заставляет рассматривать данный тест как способ оценки когнитивных функций мозга и использовать его для изучения свойств и механизмов памяти. Используются в основном две разновидности этого метода:

- выбор по признаку сходства с образцом;
- выбор по признаку отличия от образца.

Отдельно следует отметить так называемый *символьный,* или *знаковый,* выбор по образцу. В этом случае животное обучают выбирать стимул A при предъявлении стимула X и стимул B - при предъявлении Y в качестве образца. При этом стимулы A и X, B и Y не должны иметь ничего общего между собой. В обучении по этой методике на первых порах существенную роль играют ассоциативные процессы - *заучивание правила «если..., то..».*

Первоначально опыт ставился так: экспериментатор показывал обезьяне какой-либо предмет - образец, а она должна была выбрать такой же из других предлагаемых ей двух или более предметов. Затем на смену прямому контакту с животным, когда экспериментатор держал в руках стимул-образец и забирал из рук обезьяны выбранный ею стимул, пришли современные экспериментальные установки, в том числе и автоматизированные, полностью разделившие животное и экспериментатора. В последние годы для этой цели используют компьютеры с монитором, чувствительным к прикосновению, а правильно выбранный стимул автоматически перемещается по экрану и останавливается рядом с образцом.

Иногда ошибочно считают, что обучение «выбору по образцу» - это то же самое, что выработка дифференцировочных УР. Однако это не так - при дифференцировке происходит только образование реакции на присутствующие в момент обучения стимулы. При «выборе по образцу» основную роль играет мысленное представление об отсутствующем в момент

выбора образце и выявление на его основе соотношения между образцом и одним из стимулов. Метод обучения выбору по образцу наряду с выработкой дифференцировок используется для выявления способности животных к обобщению.

Элементарное мышление животных – зачатки мышления животных исследовались экспериментально путем постановки различных опытных задач. Впервые такие исследования с применением задач для исследования способности к достижению приманки применил В. Келлер (1930). В его опытах создавались проблемные ситуации, представлявшие новизну для животных, а их структура позволяла решать задачи экстренно, на основе анализа ситуации, без предварительных проб и ошибок. В. Келлер предлагал своим обезьянам несколько задач, решение которых было возможно только при использовании орудий, т.е. посторонних предметов, расширяющих физические возможности животного, в частности «компенсирующих» недостаточную длину конечностей.

Ниже представлены некоторые задачи, применявшиеся В. Келлером, в порядке возрастания их сложности.

Опыт с корзиной – относительно простая задача. Корзину подвешивали под крышей вольеры и раскачивали с помощью веревки. Лежащий в ней банан невозможно было достать иначе, чем взобравшись на стропила вольеры в определенном месте и поймав качающуюся корзину. Шимпанзе легко решали задачу, однако это нельзя с полной уверенностью расценивать как экстренно возникшее новое разумное решение, т.к. не исключено, что с похожей задачей они могли сталкиваться ранее и имели опыт поведения в данной ситуации.

Подтягивание приманки за нити - в первом варианте задачи лежащую за решеткой приманку можно было получить, подтягивая за привязанные к ней нити. Эта задача, как выяснилось впоследствии, оказалась доступной не только шимпанзе, но также низшим обезьянам и некоторым птицам. Более

сложный вариант этой задачи был предложен шимпанзе в опытах Г.З. Рогинского (1948), когда приманку надо было подтягивать за два конца тесемки одновременно. С такой задачей шимпанзе в его опытах не справились.

Использование палок – в этой задаче банан, находящийся за клеткой вне пределов досягаемости, можно достать только с помощью палки. Шимпанзе её так же успешно решали. Если палка находилась рядом, они брались за нее практически сразу, если в стороне - решение требовало некоторого времени на раздумье. Наряду с палками шимпанзе могли использовать для достижения цели и другие предметы.

В. Келлер обнаружил многообразные способы обращения обезьян с предметами как в условиях эксперимента, так и в повседневной жизни. Обезьяны, например, могли использовать палку в качестве шеста при прыжке за бананом, в качестве рычага для открывания крышек, как лопату при обороне и нападении; для очистки шерсти от грязи; для выуживания термитов из термитника (рис.17) и т.п.

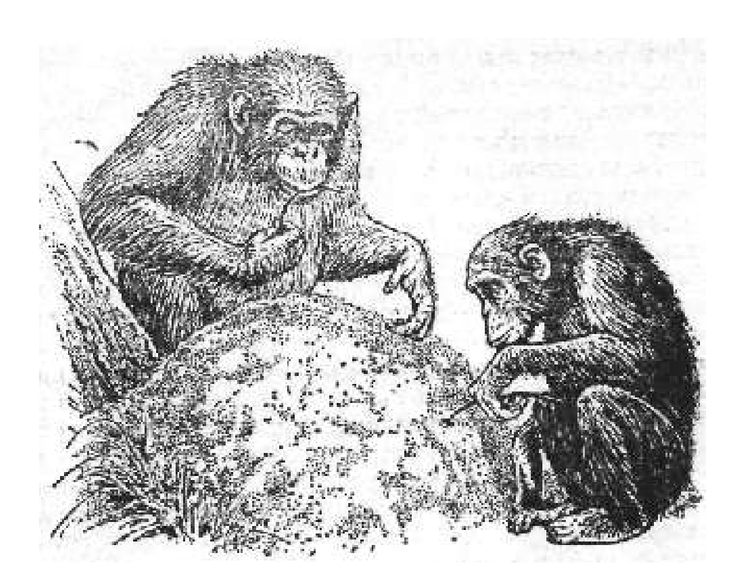


Рис. 17. Шимпанзе с помощью соломинок «выуживают» термитов (Фишель В., 1973).

Орудийная деятельность шимпанзе. Наблюдения В. Келлера за орудийной деятельностью шимпанзе дали начало особому направлению в

изучении поведения. Считалось, что использование животными орудий является наиболее очевидной демонстрацией наличия у них элементов мышления - способности в новой ситуации принимать адекватное решение экстренно, без предварительных проб и ошибок.

В работах Л.А. Фирсова приведены многочисленные наблюдения за орудийной деятельностью приматов в лаборатории и в условиях, приближенных к естественным, на небольшом озерном острове в Псковской области. Для проверки способности шимпанзе к использованию природных объектов в качестве орудий был разработан специальный аппарат. Он представлял собой прозрачный ящик, внутрь которого помещали приманку. Чтобы получить ее, нужно было потянуть за рукоятку тяги, достаточно удаленную от аппарата. Проблема состояла в том, что как только животное отпускало рукоятку, дверца аппарата захлопывалась. При этом тяга была слишком длинной, и обеих рук шимпанзе было недостаточно, чтобы, держась за рукоятку, одновременно дотянуться до баночки с компотом. Молодой самец Тарас справился с этой задачей. После безуспешных попыток решить задачу «в лоб» он отошел в сторону ближайших кустов, выломал довольно длинную и прочную хворостину и с нею вернулся к аппарату. Не делая никаких лишних (поисковых или пробных) движений, он с силой потянул за рукоять тяги. Открывшуюся при этом дверцу он заклинил с помощью принесенной из лесу палки. Убедившись в достигнутом результате, Тарас стремительно бросился к аппарату, открыл дверцу и забрал приманку.

Характерно, что поиски нужного орудия не были слепыми пробами и ошибками: было похоже, что обезьяна действует в соответствии с определенным планом, хорошо представляя себе, что ей нужно. Проведенный впоследствии анализ кинокадров, отснятых во время опыта, подтвердил это предположение, так как пленка зафиксировала движения, которыми Тарас как бы примерял необходимую длину будущего орудия, сопоставляя ее с размерами собственного тела.

При добывании видимой, но недоступной приманки, которую опускали на дно узкой и довольно глубокой ямки, шимпанзе также проявили способность быстро выбирать наиболее подходящее орудие, и это также происходило не как «пробы наугад», а как бы в результате сопоставления с мысленным образом нужного им орудия.

В решении этой задачи четко проявились индивидуальные особенности поведения всех четырех шимпанзе. Так, Сильва каждый раз особым образом готовила себе орудия. Она пригибала какой-нибудь куст, отламывала или откусывала от него несколько веток и возвращалась к ямке. Там она принималась за окончательную подготовку орудий: делила ветки на короткие кусочки, очищала от листьев, а иногда и от коры. Из этих заготовок она выбирала одну, остальные бросала и принималась за дело. Если выбор палочки оказывался неудачным, она снова отправлялась к кусту, и все повторялось в том же порядке. Другие обезьяны в этих целях использовали случайно подобранные предметы.

Извлечение приманки из трубы (опыт Р. Иеркса) - эта методика существует в разных вариантах. В наиболее простом случае, как это было в опытах Р. Иеркса, приманку прятали в большой железной трубе или в сквозном узком длинном ящике. В качестве орудий животному предлагались шесты, при помощи которых было необходимо вытолкнуть приманку из трубы. Оказалось, что такую задачу успешно решают не только шимпанзе, но также горилла и орангутан (рис. 18).

Использование обезьянами палок в качестве орудий рассматривается учеными не как результат случайных манипуляций, а как осознанный и целенаправленный акт.

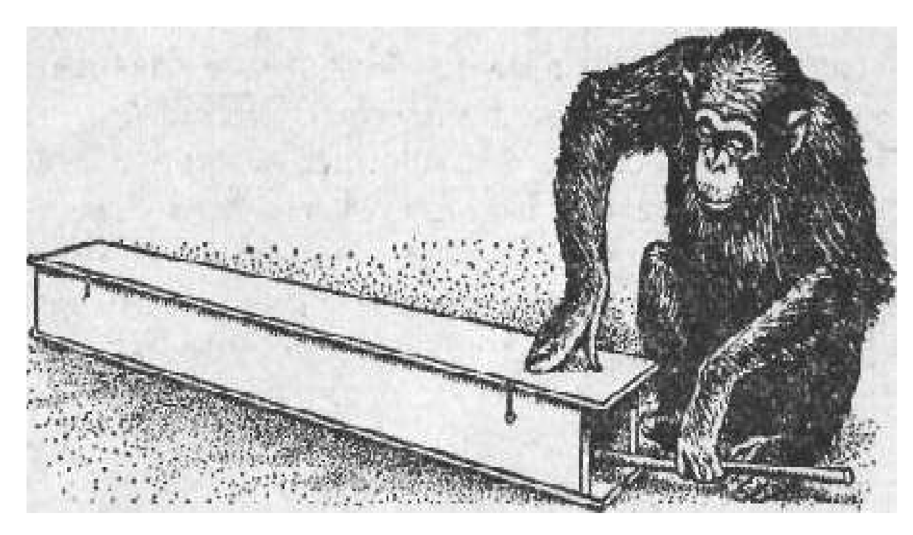


Рис. 18. Шимпанзе выталкивает палкой из ящика лежащий в нем банан (Фишель В., 1973).

Конструктивная деятельность обезьян - при анализе способности шимпанзе применять орудия В. Келлер обратил внимание, что помимо использования готовых палок, они *изготавливали орудия.* Например, они отламывали железный прут от подставки для обуви, сгибали пучки соломы, выпрямляли проволоку, соединяли короткие палки, если банан находился слишком далеко, или укорачивали палку, если она была слишком длинной.

Интерес к этой проблеме, возникший в 20-30-е гг. XX в., побудил Н.Н. Ладыгину-Котс к специальному исследованию вопроса о том, в какой степени приматы способны к употреблению, доработке и изготовлению орудий. Она провела обширную серию опытов с шимпанзе Парисом, которому предлагались десятки самых разных предметов для добывания недоступного корма. Основной задачей, которую предлагали обезьяне, было извлечение приманки из трубы.

Методика опытов с Парисом была несколько другой, чем у Р. Иеркса - в них использовали непрозрачную трубку длиной 20 см. Приманку заворачивали в ткань, и этот сверток помещали в центральную часть трубки, так что он был хорошо виден, но достать его можно было только с помощью какого-нибудь приспособления. Оказалось, что Парис, как и антропоиды в опытах Иеркса, смог решить задачу и использовал для этого любые подходящие орудия (ложку, узкую плоскую дощечку, лучину, узкую полоску

толстого картона, пестик, игрушечную проволочную лесенку и другие, самые разнообразные предметы). При наличии выбора он явно предпочитал более длинные предметы или массивные тяжеловесные палки.

Наряду с этим выяснилось, что шимпанзе обладает довольно широкими возможностями использования не только готовых «орудий», но и предметов, требующих *конструктивной деятельности,* - разного рода манипуляций по «доводке» заготовок до состояния, пригодного для решения задачи.

Результаты более чем 650 опытов показали, что диапазон орудийной и конструктивной деятельности шимпанзе весьма широк. Парис, как и обезьяны в опытах В. Келлера, успешно использовал предметы самой разной формы и размера и производил с ними всевозможные манипуляции: сгибал, отгрызал лишние ветки, развязывал пучки, раскручивал мотки проволоки, вынимал лишние детали, которые не давали вставить орудие в трубку. Ладыгина-Коте относит орудийную деятельность шимпанзе к проявлениям мышления, хотя и подчеркивает его специфику и ограниченность по сравнению с мышлением человека.

Вопрос о том, насколько «осмысленны» действия шимпанзе (и других животных) при использовании орудий, всегда вызывал и продолжает вызывать большие сомнения. Так, есть много наблюдений, что наряду с использованием палок по назначению, шимпанзе совершают ряд случайных и бессмысленных движений. Особенно это касается конструктивных действий: если в одних случаях шимпанзе успешно удлиняют короткие палки, то в других соединяют их под углом, получая совершенно бесполезные сооружения. Эксперименты, в которых животные должны «догадаться», как достать приманку из трубки, свидетельствуют о способности шимпанзе к изготовлению орудий и их целенаправленному использованию в соответствии с ситуацией. Существуют качественные различия в таких способностях между низшими и человекообразными обезьянами. Человекообразные обезьяны

(шимпанзе) способны к инсайту – осознанному «спланированному» употреблению орудий в соответствии с имеющимся у них *мысленным* планом.

Достижение приманки с помощью сооружения «пирамид» («вышек») - наибольшую известность получила группа опытов В. Келлера с построением «пирамид» для достижения приманки. Под потолком вольеры подвешивали банан, а в вольеру помещали один или несколько ящиков. Чтобы получить приманку, обезьяна должна была передвинуть под банан ящик и взобраться на него. Эти задачи существенно отличались от предыдущих тем, что явно не имели никаких аналогов в видовом репертуаре поведения этих животных.

Шимпанзе оказались способными к решению подобного рода задач. В большинстве опытов В. Келлера и его последователей они осуществляли необходимые для достижения приманки действия: подставляли ящик или даже пирамиду из них под приманку. Характерно, что перед принятием решения обезьяна, как правило, смотрит на плод и начинает двигать ящик, демонстрируя, что улавливает наличие связи между ними, хотя и не может ее сразу реализовать (рис. 19).

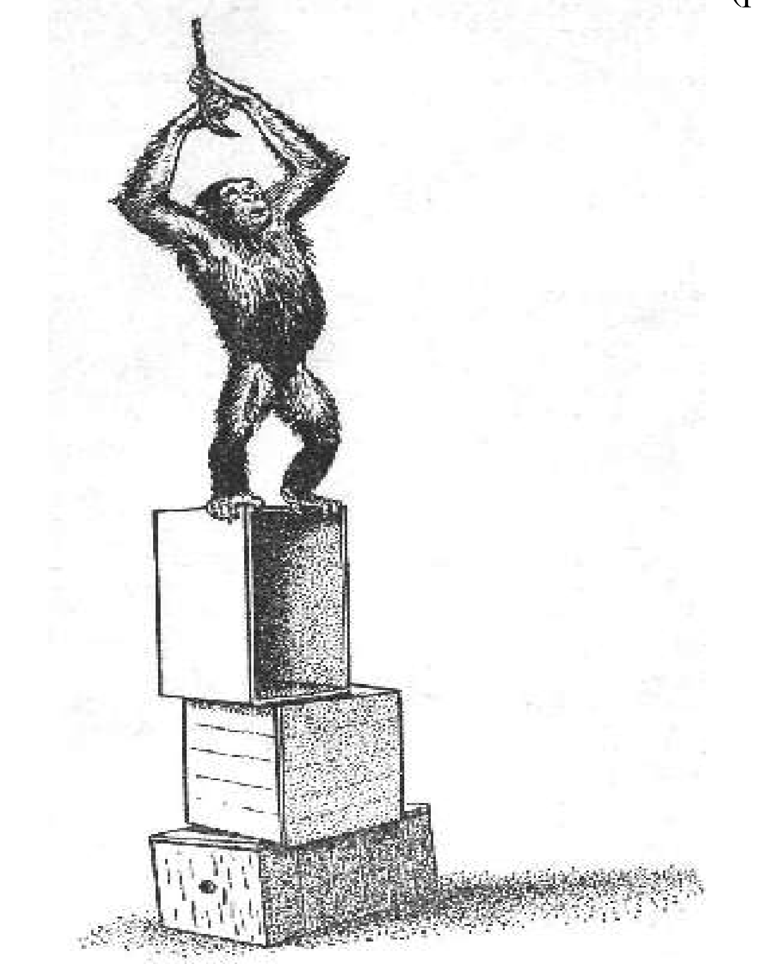


Рис. 19. Чтобы добраться до высоко подвешенного банана, шимпанзе построила пирамиду из ящиков (Фишель В., 1973).

Действия обезьян не всегда были однозначно адекватными. Так, Султан пытался в качестве орудия использовать людей или других обезьян, взбираясь к ним на плечи или, наоборот, пытаясь поднимать их над собой. Его примеру охотно следовали другие шимпанзе, так что колония временами формировала «живую пирамиду». Иногда шимпанзе приставлял ящик к стене или строил «пирамиду» в стороне от подвешенной приманки, но на уровне, необходимом для ее достижения. Анализ поведения шимпанзе в этих и подобных ситуациях ясно показывает, что они производят *оценку пространственных компонентов задачи.*

На следующих этапах В. Келлер усложнял задачу и комбинировал разные ее варианты. Например, если ящик наполняли камнями, шимпанзе выгружали часть из них, пока ящик не становился «подъемным». В другом опыте в вольер помещали несколько ящиков, каждый из которых был слишком мал, чтобы достать лакомство. Поведение обезьян в этом случае было очень разнообразным. Например, Султан первый ящик пододвинул под банан, а со вторым долго бегал по вольере, вымещая на нем ярость. Затем он внезапно остановился, поставил второй ящик на первый и сорвал банан. В следующий раз Султан построил пирамиду не под бананом, а там, где тот висел в прошлый раз. Несколько дней он строил пирамиды небрежно, а затем вдруг начал делать это быстро и безошибочно. Часто сооружения были неустойчивы, но это компенсировалось ловкостью обезьян. В ряде случаев пирамиду сооружали вместе несколько обезьян, хотя при этом они мешали друг другу.

Наконец, «пределом сложности» в опытах В. Келлера была задача, в которой высоко под потолком подвешивали палку, в угол вольеры помещали несколько ящиков, а банан размещали за решеткой вольеры. Султан сначала принялся таскать ящик по вольере, затем осмотрелся. Увидев палку, он уже через 30 секунд подставил под нее ящик, достал ее и придвинул к себе банан. Обезьяны справлялись с задачей и тогда, когда ящики были утяжелены камнями, и когда применялись различные другие комбинации условий задачи.

Примечательно, что обезьяны постоянно пытались применять разные способы решения. Так, В. Келлер упоминает случай, когда Султан, взяв его за руку, подвел к стене, быстро вскарабкался на плечи, и, оттолкнувшись от макушки, схватил банан. Еще более показателен эпизод, когда он прикладывал ящик к стене, глядя при этом на приманку и как бы оценивая расстояние до нее.

Успешное решение шимпанзе задач, требующих конструирования пирамид и вышек, также свидетельствует о наличии у них «мысленного» плана действий и способности к реализации такого плана.

<u>Использование орудий в опытах с «тушением огня»</u> - по инициативе И.П. Павлова его сотрудники в Колтушах на шимпанзе Розе и Рафаэле повторили опыты В. Келлера. Следует отметить, что задачи, которые авторы предъявляли Розе и Рафаэлю, по своей сложности несколько превосходили те, что решал Султан в опытах В. Келера. Так, чтобы достать банан, им приходилось сооружать пирамиду из шести разнокалиберных ящиков. В такой ситуации животным действительно требовались не только «внезапное озарение», но и определенная «квалификация» - владение рядом навыков, необходимых, чтобы сделать сооружение устойчивым.

На основании полученных результатов И.П. Павлов во многом пересмотрел свои взгляды на поведение и психику обезьян. Опыты с тушением огня, проведенные на шимпанзе в лаборатории И.П. Павлова, получили весьма широкий резонанс в научном мире. С одной стороны, они

продемонстрировали высокие интеллектуальные способности этих животных, а с другой - послужили основанием для опровержения представлений В. Келлера о наличии у антропоидов элементов мышления. Эта задача, предлагавшаяся Рафаэлю, по своей структуре была более сложной, чем задачи на доставление приманки. Она состояла в том, чтобы достать апельсин из ящика, перед открытой стороной которого стояла горящая спиртовка.

После многих и разнообразных проб он научился решать эту задачу разными способами: подтаскивал бак с водой к ящику и гасил огонь; набирал воды в рот и, возвратившись к огню, заливал его; набирал воды в кружку и гасил ею огонь. Однажды, когда в баке не оказалось воды, Рафаэль схватил бутылку с водой и вылил ее на пламя. В другой раз, когда бак оказался пустым, он помочился в кружку и залил ею огонь.

И.П. Павлов считал результаты этого опыта (в частности, последний из приведенных фактов) весьма убедительными свидетельствами существования у человекообразных обезьян более сложных когнитивных функций, чем простые условные рефлексы. Однако исследователи пытались снова и снова проанализировать, насколько осмысленны были действия обезьяны в этой ситуации.

Рафаэлю предлагали разные кружки и обнаружили, что он предпочитает пользоваться только той же самой кружкой, что и в период освоения этой операции. Стереотипность его поведения особенно ясно выступила, когда кружку продырявили и предложили ему пробки, палочки и шарики для затыкания отверстия. Оказалось, что Рафаэль не замечает отверстия, вновь и вновь подносит кружку под кран. Он не обратил внимания, что, случайно закрыв кружку ладонью, он временно приостановил вытекание воды, и не воспользовался этим приемом. Не обращая внимания на отсутствие воды, однажды он 43 раза опрокидывал над огнем пустую кружку, при этом не использовал ни одной из предложенных ему затычек, хотя ранее, во время игры, делал это неоднократно.

Наконец, опыты перенесли на озеро, и ящик с приманкой поместили на один плот, а бак с водой - на другой, соединенный с первым довольно длинным и шатким мостиком. Рафаэль приложил массу усилий, чтобы принести воду из бака, вместо того чтобы зачерпнуть ее тут же, прямо с плота. Это окончательно убедило исследователей в его неспособности к пониманию истинных связей между элементами данной проблемной ситуации.

По их мнению, во всех проведенных опытах у шимпанзе отсутствовало «смысловое понимание задачи», и всё их поведение было основано прежде всего на ориентировочно-исследовательских пробах, а затем на закреплении связей от случайно достигнутого полезного результата. Таким образом, в решении новых задач обезьяны используют ранее выработанные навыки вне зависимости от смыслового содержания ситуации.

Между тем оснований для столь безапелляционного вывода не было. В частности, при анализе фотографий современному наблюдателю бросается в глаза, что плоты (скорее платформы) были расположены достаточно высоко над водой, так что шимпанзе, который побаивается воды, мог предпочесть перебраться на соседний плот, чем рисковать оказаться в воде, пытаясь зачерпнуть ее с платформы.

Не исключено, что такое решение было характерно только для этой обезьяны, а не для шимпанзе как вида. В пользу такого предположения говорит следующий факт. В 70-е гг. Л.А. Фирсов воспроизвел опыт с тушением огня для фильма «Думают ли животные?». Когда в баке не оказалось воды, участвовавшая в съемках шимпанзе Каролина впала в тяжелую истерику: она рвала на себе волосы, визжала, каталась по полу, а когда успокоилась, то взяла половую тряпку и одним броском накрыла спиртовку, погасив огонь. На следующий день Каролина уверенно повторила это решение. Другие обезьяны тоже нашли разнообразные выходы из этой ситуации. Не исключено, что и в ситуации с плотами другие обезьяны могли

бы проявить свойственную виду изобретательность и найти другие варианты решений.

Анализируя упомянутые опыты, Н.Н. Ладыгина-Котс (1959), в целом соглашаясь с выводом авторов об ограниченной способности обезьян к решению данного типа задач, указывает, что многие описанные ими особенности поведения шимпанзе обусловлены не неспособностью решить новую задачу, а характерной для шимпанзе приверженностью к ранее выработанным навыкам. По ее выражению, «шимпанзе - рабы прошлых навыков, которые трудно и медленно перестраиваются на новые пути решения». Следует, правда, делать поправку на то, что эта последняя особенность могла быть следствием долгой жизни в неволе многих из подопытных обезьян, прежде всего 16-летнего Париса, с которым Н.Н. Ладыгина-Котс работала в Московском зоопарке.

Интеллектуальное поведение шимпанзе вне экспериментов

Шимпанзе способны к разумному решению задач в новой для них ситуации без наличия предшествующего опыта. Это решение осуществляется не путем постепенного «нащупывания» правильного результата методом проб и ошибок, а путем *инсайта* - проникновения в суть задачи благодаря анализу и оценке ее условий. Подтверждения такого представления можно почерпнуть и просто из наблюдений за поведением шимпанзе. Убедительный пример способности шимпанзе к «работе по плану» описал Л.А. Фирсов, когда в лаборатории недалеко от вольеры случайно забыли связку ключей. Несмотря на то, что его молодые подопытные обезьяны Лада и Нева никак не могли дотянуться до них руками, они каким-то образом их достали и очутились на свободе. Проанализировать этот случай было нетрудно, потому что сами обезьяны с охотой воспроизвели свои действия, когда ситуацию повторили, оставив ключи на том же месте уже сознательно.

Оказалось, что в этой совершенно новой для них ситуации (когда «готовое» решение заведомо отсутствовало) обезьяны придумали и проделали сложную цепь действий. Сначала они оторвали край столешницы от стола, давно стоявшего в вольере, который до сих пор никто не трогал. Затем с помощью образовавшейся палки они подтянули к себе штору с окна, находившегося довольно далеко за пределами клетки, и захватили ее. Завладев шторой, они стали набрасывать ее на стол с ключами, расположенный на некотором расстоянии от клетки, и с ее помощью подтягивали связку поближе к решетке. Когда ключи оказались в руках у одной из обезьян, она открыла замок, висевший на вольере снаружи. Эту операцию они раньше видели много раз, и она не составила для них труда, так что оставалось только выйти на свободу.

В отличие от поведения животного, посаженного в «проблемный ящик» Э. Торндайка, в поведении Лады и Невы все было подчинено определенному плану и практически не было слепых «проб и ошибок» или ранее выученных подходящих навыков. Они разломали стол именно в тот момент, когда им понадобилось достать ключи, тогда как в течение всех прошлых лет его не трогали. Штору обезьяны тоже использовали по-разному. Сначала ее бросали как лассо, а когда она накрывала связку, подтягивали ее очень осторожно, чтобы та не выскользнула. Само же отпирание замка они неоднократно наблюдали, так что трудности оно не составило.

Для достижения поставленной цели обезьяны совершили целый ряд подготовительных действий. Они изобретательно использовали разные предметы в качестве орудий, явно планировали свои действия и прогнозировали их результаты. Наконец, при решении этой, неожиданно возникшей, задачи действовали они на редкость слаженно, прекрасно понимая друг друга. Все это позволяет расценивать действия как пример разумного поведения в новой ситуации и отнести к проявлениям мышления в поведении шимпанзе. Комментируя этот случай, Л.А. Фирсов писал: «Надо

быть слишком предубежденным к психическим возможностям антропоидов, чтобы во всем описанном увидеть только простое совпадение. Общим для поведения обезьян в этом и подобных случаях является отсутствие простого перебора вариантов. Эти акты точно развертывающейся поведенческой цепи, вероятно, отражают реализацию уже принятого решения, которое может осуществляться на основе как текущей деятельности, так и имеющегося у обезьян жизненного опыта» (Фирсов Л.А., 1987).

Орудийные действия антропоидов в естественной среде обитания

У живущих на свободе обезьян «подловить» такие случаи тоже удается не часто, но за долгие годы накопилось немало подобных наблюдений. Дж. Гудолл (1992), например, описывает один из них, связанный с тем, что ученые подкармливали посещавших их лагерь животных бананами. Многим это пришлось весьма по вкусу, и они так и держались неподалеку, выжидая, когда можно будет получить очередную порцию угощения. Один из взрослых самцов по кличке Майк боялся брать банан из рук человека. Однажды, разрываемый борьбой между страхом и желанием получить лакомство, он впал в сильное возбуждение. В какой-то момент он стал даже угрожать Дж. Гудолл, тряся пучком травы, и заметил, как одна из травинок коснулась банана. В тот же миг он выпустил пучок из рук и сорвал растение с длинным стеблем. Стебель оказался довольно тонок, поэтому Майк тут же бросил его и сорвал другой, гораздо толще. С помощью этой палочки он выбил банан из рук Дж. Гудолл, поднял и съел его. Когда та достала второй банан, обезьяна тут же снова воспользовалась своим орудием.

Самец Майк не раз проявлял недюжинную изобретательность. Достигнув половозрелости, он стал бороться за титул доминанта и завоевал его благодаря весьма своеобразному использованию орудий: устрашал соперников грохотом канистр из-под бензина. Использовать их не додумался никто, кроме него, хотя канистры валялись вокруг во множестве. Впоследствии ему пытался подражать один из молодых самцов.

Отмечены и другие примеры использования предметов для решения новых задач. Например, некоторые самцы пользовались палками, чтобы открывать контейнер с бананами. Оказалось, что в самых разных сферах своей жизнедеятельности обезьяны прибегают к сложным действиям, включающим составление плана и предвидение их результата.

Систематические наблюдения в природе позволяют убедиться, что разумные действия в новых ситуациях - не случайность, а проявление общей стратегии поведения. В целом такие наблюдения подтверждают, что проявления мышления антропоидов в экспериментах и при жизни в неволе объективно отражают реальные характеристики их поведения.

Первоначально предполагалось, что любое применение постороннего предмета для расширения собственных манипуляторных способностей животного можно расценивать как проявление разума. Между тем, наряду с рассмотренными примерами индивидуального изобретения способов применения орудий в экстренных, внезапно сложившихся ситуациях, известно, что некоторые популяции шимпанзе регулярно используют орудия и в стандартных ситуациях повседневной жизни. Так, многие из них «выуживают» термитов прутиками и травинками, а пальмовые орехи относят на твердые основания («наковальни») и разбивают с помощью камней («молотков»). Описаны случаи, когда обезьяны, увидев подходящий камень, подбирали его и таскали с собой, пока не добирались до плодоносящих пальм.

В двух последних примерах орудийная деятельность шимпанзе имеет уже совсем другую природу, нежели действия Майка. Применению прутиков для «ужения» термитов и камней для разбивания орехов, которые составляют их обычный корм, обезьяны постепенно учатся с детства, подражая старшим. Анализ орудийной деятельности антропоидов убедительно доказывает наличие у них способности к целенаправленному употреблению орудий в соответствии с неким «мысленным планом». Все описанные выше эксперименты, проведенные В. Келлером, Р. Иерксом, Н.Н. Ладыгиной-Котс,

Г. Рогинским, Л.А. Фирсовым и др. также предполагали использование тех или иных орудий. Таким образом, орудийную деятельность приматов можно считать убедительным доказательством проявления рассудочной деятельности.

Несмотря на убедительность результатов экспериментов на обезьянах, они имеют целый ряд достаточно серьезных ограничений:

1. Результаты таких опытов носили чисто описательный характер, и субъективизм в их трактовке был почти неизбежен.

2. Данные задачи были фактически одноразовыми, поскольку результаты их последующих предъявлений являлись уже следствием индивидуального опыта полученного в предыдущем эксперименте.

3. Данные методики оказались слишком сложными для всех животных более низкого уровня организации и поэтому исключали возможность сравнительного анализа, необходимого для ответа на вопрос, насколько широко зачатки мышления представлены у более примитивно организованных животных.

Таким образом, эксперименты, проведенные на приматах, позволяли ответить только на вопрос, какие высшие формы мышления доступны животным, и какой степени сходства с мышлением человека они могут достигать.

Чтобы узнать, на каких этапах филогенеза возникли первые, наиболее простые зачатки мышления и насколько широко они представлены у современных животных, требовались более простые тесты, которые можно было бы предлагать разным животным и при этом получать результаты, пригодные для количественной оценки, статистической обработки и получения сравнительной характеристики разных видов.

Такие методологические подходы были созданы в 50-60-е гг. XX в. независимо друг от друга Г. Харлоу в США и Л.В. Крушинским в России.

Г. Харлоу предложил метод сравнительной оценки высших когнитивных функций животных, получивший название «*установка на*

обучение». С помощью этого теста можно было почти в стандартных условиях исследовать самых разных животных и количественно оценить динамику их обучения. Однако данный метод позволял охарактеризовать в основном одну сторону рассудочной деятельности животных - *способность к обобщению.*

Л.В. Крушинский предложил ряд универсальных методик для тестирования способности к другому виду рассудочной деятельности - решению *экстренно возникших задач, для которых у животных нет готовой программы.* В отличие от описанных выше задач, в которых надо было достать удаленную, но видимую цель, значительная часть методик, предложенных Л.В. Крушинским для изучения зачатков мышления животных, основана на поиске приманки, тем или иным способом исчезающей из поля зрения, как только животное начинало ее есть. Этим они отличались от ранее рассмотренных методик, в которых цель всегда была в пределах зрительного поля. Поэтому решение задач в методиках Крушинского должно было осуществляться не под контролем внешних стимулов, а за счет оперирования *образом исчезнувшей приманки.*

Понятие об «эмпирических законах» и элементарной логической задаче

Л.В. Крушинский ввел понятие *элементарной логической задачи,* т.е. задачи, которая характеризуется логической связью между составляющими ее элементами. Благодаря этому она может быть решена экстренно, при первом же предъявлении, за счет мысленного анализа ее условий. Такие задачи по своей природе не требуют предварительных проб с неизбежными ошибками. Подобно задачам, требующим использования орудий, они могут служить альтернативой и «проблемному ящику» Э. Торндайка, и выработке различных систем дифференцировочных условных рефлексов.

Как указывал Л.В. Крушинский, для решения элементарных логических задач животным необходимо владение некоторыми эмпирическими законами:

1. *Закон «неисчезаемости» предметов* - животные способны сохранять память о предмете, ставшем недоступным непосредственному восприятию. Животные, "знающие" этот эмпирический закон, более или менее настойчиво ищут корм, тем или иным способом скрывшийся из их поля зрения. Так, вороны и попугаи активно ищут корм, который у них на глазах накрыли непрозрачным стаканом или отгородили от них непрозрачной преградой. В отличие от этих птиц голуби и куры законом «неисчезаемости» не оперируют или оперируют в весьма ограниченной степени. Это выражается в том, что в большинстве случаев они почти не пытаются искать корм после того, как перестают его видеть. Представление о «неисчезаемости» предметов необходимо для решения всех типов задач, связанных с поиском приманки, скрывшейся из поля зрения.

2. *Закон, связанный с движением,* - один из самых универсальных явлений окружающего мира, с которым сталкивается любое животное, независимо от образа жизни. Каждое из них без исключения с первых дней жизни наблюдает перемещения родителей и сибсов, хищников, которые им угрожают, или, наоборот, собственных жертв. Вместе с тем животные воспринимают изменения положения деревьев, травы и окружающих предметов при собственных перемещениях. Это создает основу для формирования представления о том, что движение предмета всегда имеет определенное направление и траекторию. Знание этого закона лежит в основе решения задачи на экстраполяцию.

3. *Законы «вмещаемости» и «перемещаемости»* - Животные, владеющие этими законами, на основе восприятия и анализа пространственно-геометрических признаков окружающих предметов

понимают, что *одни объемные предметы могут вмещать в себя другие объемные предметы и перемещаться вместе с ними.*

В лаборатории Л.В. Крушинского были разработаны две группы тестов, с помощью которых можно оценивать способность животных разных видов оперировать указанными эмпирическими законами. Как полагал Крушинский, перечисленные им законы не исчерпывают всего, что может быть доступно животным. Он допускал, что они оперируют также представлениями о временных и количественных параметрах среды, и планировал создание соответствующих тестов.

Предложенные Л.В. Крушинским (1986) методики сравнительного изучения рассудочной деятельности с помощью элементарных логических задач основаны на допущении, что животные улавливают эти законы и могут использовать их в новой ситуации.

1. Методика изучения способности животных к экстраполяции направления движения пищевого раздражителя, исчезающего из поля зрения (по Л.В. Крушинскому).

Под **экстраполяцией** понимают способность животного выносить функцию, известную на отрезке, за ее пределы. Экстраполяцию направления движения животными в природных условиях удается наблюдать достаточно часто. Один из типичных примеров описан известным американским зоологом и писателем Э. Сетон-Томпсоном в рассказе «Серебряное Пятнышко». Однажды самец вороны Серебряное Пятнышко уронил добытую им корку хлеба в ручей. Ее подхватило течение и унесло в кирпичную трубу. Сначала птица долго всматривалась вглубь трубы, куда исчезла корка, а затем уверенно полетела к ее противоположному концу и дождалась, пока корка не выплыла оттуда наружу. С аналогичными ситуациям в природе неоднократно сталкивался и Л.В. Крушинский. Так, на мысль о возможности экспериментального воспроизводства ситуации его навело наблюдение за поведением его охотничьей собаки. Во время охоты в поле пойнтер

обнаружил молодого тетерева и стал его преследовать. Птица быстро скрылась в густых кустах. Собака же обежала кусты и встала в стойку точно напротив того места, откуда выскочил двигавшийся прямолинейно тетерев. Поведение собаки в данной ситуации оказалось наиболее целесообразным - преследование тетерева в чаще кустов было совершенно бессмысленно. Вместо этого, уловив направление движения птицы, собака перехватила ее там, где она меньше всего ожидала. Крушинский прокомментировал поведение собаки следующим образом: «Это был случай, который вполне подходил под определение разумного акта поведения».

Наблюдения за поведением животных в естественных условиях привели Л.В. Крушинского к заключению, что способность к экстраполяции направления движения раздражителя может рассматриваться как одно из довольно элементарных проявлений рассудочной деятельности животных. Это дает возможность подойти к объективному изучению данной формы поведения.

Для изучения способности животных разных видов к экстраполяции направления движения пищевого раздражителя Л.В. Крушинский предложил несколько элементарных логических задач. Одна из них – опыт с ширмой.

Опыт с ширмой - в этом опыте животное получает пищу через щель в середине непрозрачной ширмы в одной из двух стоящих рядом кормушек. Вскоре после того, как оно начало есть, кормушки разъезжались симметрично в разные стороны. Пройдя небольшой отрезок пути на виду у животного, они скрывались за непрозрачными клапанами, так что их дальнейшее перемещение животное уже не видело и могло только представлять его мысленно.

Одновременное раздвижение обеих кормушек не дает возможности животному производить выбор направления движения корма, ориентируясь по звуку, но в то же время дает животному возможность альтернативного выбора. При работе с млекопитающими у противоположного края ширмы ставится кормушка с таким же количеством корма, закрытая сеткой. Это

позволяет уравнять запахи, идущие от приманки с двух сторон ширмы, и тем самым препятствовать отысканию корма с помощь обоняния. Ширина отверстия в ширме регулируется таким образом, чтобы животное могло свободно вставить туда голову, но не пролезало целиком. Размер ширмы и камеры, в которой она находится, зависит от размеров подопытных животных.

Чтобы решить задачу на экстраполяцию направления движения, животное должно представить себе траектории движения обеих кормушек после исчезновения из поля зрения и на основе их сопоставления определить, с какой стороны надо обойти ширму, чтобы получить корм. Способность к решению этой задачи проявляется у многих позвоночных, но ее выраженность значительно варьирует у разных видов.

Основной характеристикой способности животных к рассудочной деятельности служат результаты первого предъявления задачи, потому что при их повторении подключается влияние на животных некоторых других факторов. В связи с этим, для оценки способности к решению логической задачи у животных данного вида, необходимо и достаточно провести по одному опыту на большой группе. Если доля особей, правильно решивших задачу при ее первом предъявлении, достоверно превышает случайный уровень, считается, что у животных данного вида или генетической группы есть способность к экстраполяции (или к другому виду рассудочной деятельности).

Исследования Л.В. Крушинского показали, что хищные млекопитающие, дельфины, врановые птицы, черепахи, крысы-пасюки оказались способны к решению задачи на экстраполяцию движения пищевого раздражителя. В то же время животные других видов - рыбы, амфибии, куры, голуби, большинство грызунов - обходили ширму чисто случайно. В повторных опытах поведение животного зависит не только от способности, или неспособности к экстраполяции направления движения, но и от того, запомнило ли оно результаты предыдущих решений.

Многократные предъявления позволяют точнее проанализировать поведение в опыте животных тех видов, которые плохо решают задачу на экстраполяцию при ее первом. Оказывается, что большинство таких особей ведет себя чисто случайным образом и при повторениях задачи. При очень большом числе предъявлений (до 150) такие животные, как, например, куры или лабораторные крысы, постепенно обучаются чаще обходить ширму с той стороны, в которую скрылся корм. Напротив, у хорошо экстраполирующих видов результаты повторных применений задачи могут быть несколько ниже, чем результаты первого, например, у лисиц и собак. Причиной такого снижения показателей теста может быть, по-видимому, влияние различных тенденций в поведении, напрямую не связанных со способностью к экстраполяции как таковой. К ним относится склонность к спонтанному чередованию побежек, предпочтение одной из сторон установки, характерное для многих животных, и т.д. В опытах Крушинского и его сотрудников у некоторых животных, например врановых птиц и некоторых хищных млекопитающих, после первых успешных решений предъявляемых им задач, начинали появляться ошибки и отказы от решений. У некоторых животных перенапряжение нервной системы при решении трудных задач приводило к развитию своеобразных неврозов (фобий, т.е. страхов), выражавшихся в развитии боязни обстановки опыта. После некоторого периода отдыха животные начинали работать нормально. Это говорит о том, что рассудочная деятельность требует большого напряжения ЦНС.

С помощью теста на экстраполяцию направления движения, который позволяет давать точную количественную оценку результатов его решения, впервые была дана широкая сравнительная характеристика развития зачатков мышления у позвоночных всех основных таксономических групп, изучены их морфофизиологические основы, некоторые аспекты формирования в процессе онтогенеза и филогенеза, т.е. практически весь тот круг вопросов, ответ на которые, согласно Н. Тинбергену, необходим для всестороннего описания поведения.

2. Методики изучения способности животных к оперированию пространственно-геометрическими признаками предметов (по Л.В. Крушинскому). Для нормальной ориентировки в пространстве и адекватного выхода из разнообразных жизненных ситуаций животным бывает необходим точный анализ пространственных характеристик. Как показал Толмен (1997), в мозгу животных формируется некий «мысленный план» или «когнитивная карта», в соответствии с которыми они и строят свое поведение. Способность к построению «пространственных карт» в настоящее время является предметом интенсивного изучения.

Такие объемные и геометрические качества предметов, как форма, размерность, симметрия и т.п. также относятся к пространственным признакам. Сформулированные Л.В. Крушинским эмпирические законы «*вмещаемости» и «перемещаемости»* основаны именно на анализе усвоения животными пространственных свойств предметов. Благодаря владению этими законами животные оказываются способны понимать, что объемные предметы могут вмещать друг друга и перемещаться, находясь один в другом. Данное обстоятельство позволило Л.В. Крушинскому создать тест для оценки одной из форм пространственного мышления - способности животного в процессе поисков приманки сопоставлять предметы разной размерности: трехмерные (объемные) и двухмерные (плоские).

Он был назван тестом на оперирование эмпирической размерностью фигур, или тестом на размерность. Для успешного решения этой задачи животные должны владеть следующими эмпирическими законами и выполнять следующие операции:

- мысленно представить себе, что приманка, ставшая недоступной для непосредственного восприятия, не исчезает *(закон «неисчезаемости»)*, а может быть помещена в другой объемный предмет и вместе с ним перемещаться в пространстве *(закон «вмещаемости» и «перемещаемости»),* оценить пространственные характеристики фигур;

- пользуясь *образом* исчезнувшей приманки как эталоном, мысленно сопоставить эти характеристики между собой и решить, где спрятана приманка;

- сбросить объемную фигуру и овладеть приманкой.

Первоначально опыты были проведены на собаках, но методика экспериментов была сложна и непригодна для сравнительных исследований. Несколько позже Б.А. Дашевский (1972) сконструировал установку, применимую для исследования этой способности у любых видов позвоночных, включая человека. Данная экспериментальная установка представляет собой стол, в средней части которого расположено устройство для раздвигания вращающихся демонстрационных платформ с фигурами. Животное находится по одну сторону стола, фигуры отделены от него прозрачной перегородкой с вертикальной щелью в середине. По другую сторону стола находится экспериментатор. В части опытов животные не видели экспериментатора: он был скрыт от них за перегородкой из стекла с односторонней видимостью.

Опыт ставится следующим образом. Голодному животному предлагают приманку, которую затем прячут за непрозрачный экран. Под его прикрытием приманку помещают в объемную фигуру, например куб, а рядом помещают плоскую фигуру, в данном случае квадрат (проекцию куба на плоскость). Затем экран удаляют, и обе фигуры, вращаясь вокруг собственной оси, раздвигаются в противоположные стороны с помощью специального устройства. Чтобы получить приманку, животное должно обогнуть с нужной стороны экран и опрокинуть объемную фигуру.

Процедура эксперимента позволяла многократно предъявлять задачу одному и тому же животному, обеспечивая при этом максимально возможную новизну каждого предъявления. Для этого подопытному животному в каждом опыте предлагали новую пару фигур, отличающуюся от остальных по цвету, форме, размеру, способу построения (плоскогранные и

тела вращения) и размеру. Результаты проведенных экспериментов показали, что обезьяны, дельфины, медведи и примерно 60% врановых птиц способны успешно решать эту задачу. Как при первом предъявлении теста, так и при повторных пробах они выбирают преимущественно объемную фигуру. В отличие от них, хищные млекопитающие семейства собачьих и часть врановых птиц реагируют на фигуры чисто случайно и лишь после десятков сочетаний постепенно *обучаются* правильным выборам.

Как уже указывалось, предполагаемым механизмом решения таких тестов служит мысленное сопоставление пространственных характеристик имеющихся при выборе фигур и отсутствующей в момент выбора приманки, служащей как бы эталоном для их сопоставления. Врановые птицы, дельфины, медведи и обезьяны способны к решению элементарных логических задач, основанных на оперировании пространственно-геометрическими признаками предметов, в то время как для многих других животных, успешно справляющихся с задачей на экстраполяцию направления движения, данный тест оказывается слишком трудным. Таким образом, тест на оперирование эмпирической размерностью фигур оказывается менее универсальным, чем тест на экстраполяцию направления движения.

Результаты сравнительного изучения рассудочной деятельности животных

Многочисленные исследования, проведенные в лаборатории Л.В. Крушинского, показали, что при помощи вышеуказанных методик удалось оценить уровень рассудочной деятельности позвоночных животных разных таксономических групп.

Млекопитающие. Представители данной таксономической группы показали большой спектр изменчивости уровня рассудочной деятельности. Тщательный сравнительный анализ показал, что по способности к решению

предлагавшихся задач, исследованных млекопитающих можно разбить на следующие группы, достоверно отличающиеся друг от друга.

Первая группа - включает в себя животных, обладающих самым высоким уровнем развития рассудочной деятельностью, таких как нечеловекообразные обезьяны, дельфины и бурые медведи. Эти животные успешно справлялись с тестом на способность к оперированию эмпирической размерностью фигур.

Вторая группа - характеризуется достаточно хорошо развитой рассудочной деятельностью. К ней относятся дикие представители семейства собачьих, такие как красные лисицы, волки, собаки, корсаки и енотовидные собаки. Они успешно справляются со всеми задачами на экстраполяцию направления движения, но тест на «способность к оперированию эмпирической размерностью фигур» оказывается для них слишком трудным.

Третья группа - представители данной группы характеризуются несколько более низким уровнем развития рассудочной деятельности, чем животные предыдущей группы. К ним относятся серебристо-черные лисицы и песцы, которые принадлежат к популяциям, разводящимся в течение многих поколений на зверофермах.

Четвертая группа - в эту группу следует поместить кошек, которые, несомненно, могут быть оценены как животные, обладающие развитой рассудочной деятельностью. Однако задачи на способность к экстраполяции они решают несколько хуже, чем хищные млекопитающие из семейства псовых.

Пятая группа - охватывает исследованные виды мышевидных грызунов и зайцеобразных. В целом представители этой группы могут быть охарактеризованы как животные со значительно меньшей степенью выраженности рассудочной деятельностью, чем хищные. Наиболее высокий уровень отмечен у крыс-пасюков, что вполне коррелирует с высочайшей пластичностью поведения данного вида.

Птицы. Несмотря на то, что количество исследованных в лаборатории Л.В. Крушинского видов птиц было значительно меньше, чем видов млекопитающих, среди них также была обнаружена широкая изменчивость по уровню своей рассудочной деятельности. Среди изученных видов птиц удалось выделить три группы видов, достоверно различавшихся по способности к решению предлагавшихся им задач.

Первая группа – к ней можно отнести представителей семейства врановых. По уровню рассудочной деятельности птицы этого семейства стоят высоко. Они сравнимы с хищными млекопитающими из семейства собачьих.

Вторая группа - представлена дневными хищными птицами, домашними утками и курами. В целом эти птицы плохо решали экстраполяционную задачу при первых ее предъявлениях, однако обучались ее решению при многократных повторах. По уровню своей рассудочной деятельности эти птицы приблизительно соответствуют крысам и кроликам.

Третья группа - её составляют голуби, которые с трудом обучаются решать самые простые тесты. Уровень развития рассудочной деятельности этих птиц сопоставим с уровнем лабораторных мышей и крыс.

В 50-е годы XX в., занимаясь исследованием выработки условных рефлексов на птицах, этологи подметили, что, если перед голубем или петухом положить две разные по величине кучки зерна (пшеницы), то птица направляется сначала к большей кучке. Ученые решили выявить, какую разницу в количестве зерна могут различать, например, голуби.

Для получения ответа на этот вопрос целесообразно было начать с небольших групп зерен. Перед дверкой клетки с птицей на полоске белой бумаги разложили две группы зерна: слева из трех и справа из двух зерен пшеницы (рис. 20). Птице позволили склевать три зерна. Когда она повернулась к группе из двух зерен, ее неожиданно спугнули. Метод исследования был дрессировкой на выбор, причем зерна, которые разреша-

лось съесть, клали без всякой последовательности на правой или на левой стороне бумажной полосы. В контрольных опытах исключался испуг или любое другое воздействие на животных. Научив голубей отличать три от двух зерен, лишь доказали обусловленное накопленным опытом предпочтение большего количества.

В следующих опытах число зерен в группах, предлагаемых птицам на выбор, постепенно увеличивали. Уже при проведении первых экспериментов выяснилось, что птицу с одинаковым успехом можно выдрессировать как на большую, так и на меньшую группу. Опыты показали, что после достаточно длительной и последовательно проводимой тренировки птицы могут отличить 4 от 3, 4 от 5, 6 от 4, а иногда даже 5 от 6 зерен, то есть съесть только первую из названных в паре группу зерен, в то время как вторую они на основе накопленного отрицательного опыта не трогают. Между тем птица не может отличить 6 от 7 зерен или 7 от 6, не говоря уже об отличии 7 от 8 зерен. Очевидно, 6 является наибольшим количеством, которое может различить и запомнить птица. Если мы рядом с 6 положим 20 или более зерен, то без всякой длительной и часто весьма трудной дрессировки большему количеству будет отдано предпочтение.

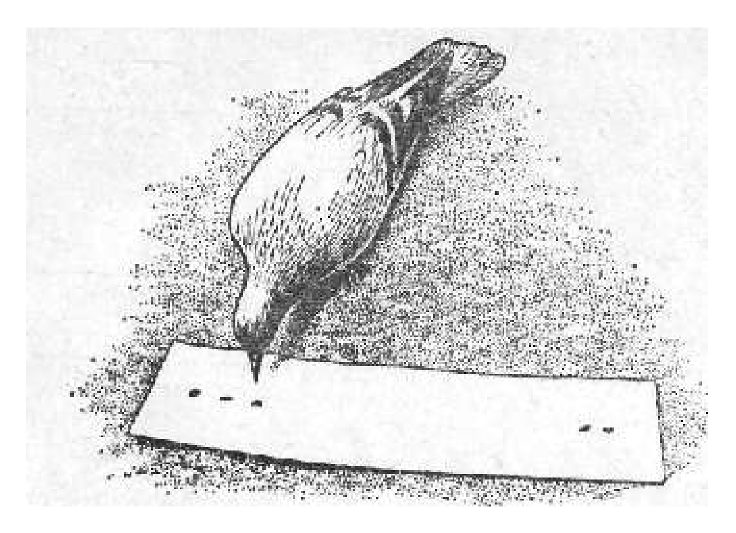
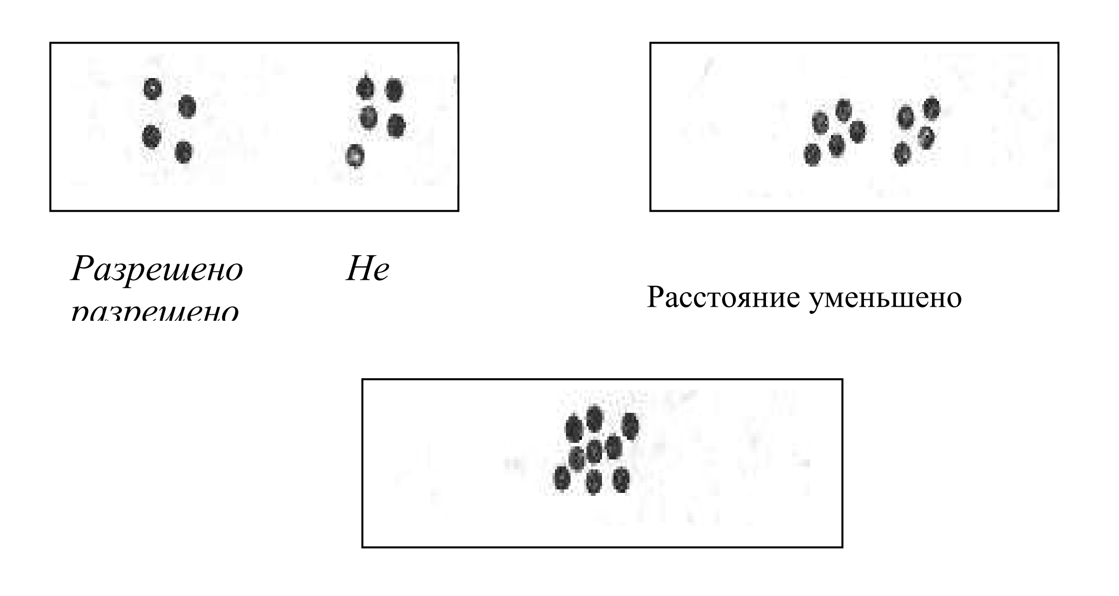


Рис. 20. После длительной тренировки голубь научился склевывать только три зерна, а два не трогать (Фишель В., 1973).

Действительно ли голубь подмечает именно количество зерна, поскольку одни кучки он съедает, а другие нет? Для ответа на этот вопрос были испытаны с использованием той же методики голуби, волнистые попугайчики, галки и вороны. Во всех случаях результаты, в основном совпадавшие, позволили предположить, что подопытные птицы действительно могут распознавать и запоминать определенное количество зерна. Это предположение подтвердилось с помощью простого эксперимента. Птицу научили съедать четыре зерна, лежащие рядом с пятью, которые она не трогает. Обе группы зерна сдвигают, оставляя между ними лишь узкое пространство (рис. 21). Птица по-прежнему выбирает правильно. Постепенно от опыта к опыту расстояние между группами уменьшается и, наконец, совсем исчезает, так что животное видит не отдельные группы из 4 и 5 зерен, а одну группу из 9 зерен. При контрольном испытании хорошо натренированная птица склевывает только 4 «разрешенных» зерна и затем нерешительно, как будто неохотно удаляется, ожидая, очевидно, что ее, как это бывало во время дрессировки, после проглатывания четвертого зерна вспугнут.



Обе группы зерен соединены

Рис. 21. Голубь научился съедать четыре зерна и не трогать пять. Затем расстояние между группами зерен было уменьшено, а

потом обе группы зерен соединили. Как и раньше, птица съедала четыре зерна и уходила (Фишель В., 1973).

Даже такое поведение не было для ученых убедительным доказательством того, что птица запоминает, какое количество зерна ей разрешено съесть. Возможно птица привыкает к определенной регулярной последовательности клевательных движений, по окончании которых она уходит. Такую возможность для объяснения поведения животного можно исключить с помощью довольно простого эксперимента. Для этого кормовые объекты, выдаваемые голубю, располагаются не рядом друг с другом, а следуют один за другим. На рис. 22 показана плоская тарелка, в которую из трубки одна за другой скатываются горошины. Если необходимо выдрессировать голубя на количество 3, то его следует прогнать в тот момент, когда появится четвертая горошина. Правда, это трудно сделать. Птица клюет очень быстро, ее надо испугать мгновенно, чтобы помешать схватить первую из «запрещенных» горошин. Для этой цели делают механические пугающие устройства. Результатом опыта является то, что после третьей горошины голубь отворачивался и возвращался в клетку. Преимущество этого метода состоит в том, что он исключает привыкание к определенному ритму клевательного движения, т.к. горошины пускаются в тарелку через разные интервалы времени. Птица склевывает только то количество, которое она запомнила.

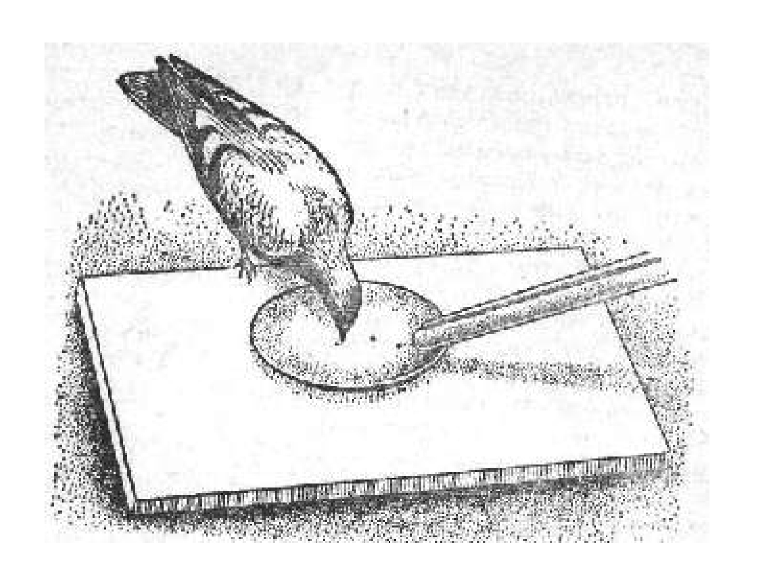
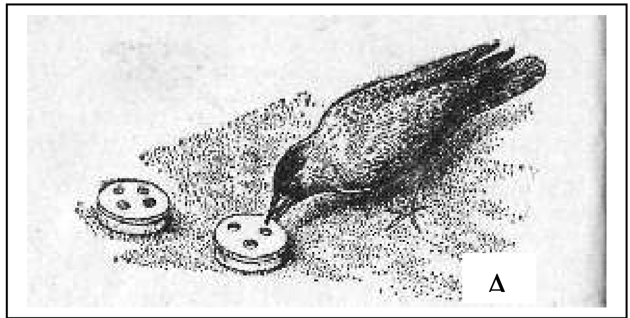


Рис. 22. Из трубки на тарелку одна за другой катятся горошины. В результате научения птица склевывает три горошины и отворачивается от четвертой (Фишель В., 1973).

В ходе зоопсихологических исследований наиболее способными к обучению показали себя галки. Галку научили сбрасывать свободно лежащую крышку с коробки с кормом и затем есть из нее. При проведении эксперимента перед галкой ставились две такие коробочки. На крышке одной из них были нарисованы три, на другой четыре точки. Птице разрешали сбрасывать крышку с тремя точками и немного поесть, а от коробки с четырьмя точками все время отгоняли. Очень скоро она это усвоила (рис. 23 А). Затем последовал другой эксперимент. На крышках точек не рисовали, а клали на них живых мучных червей (рис. 23 Б). Галка подходила к коробке с тремя червями, поедала их, а четырех неизменно оставляла.

Теперь не может быть ни малейшего сомнения, что птица принимала решения, исходя из количества объектов. Количество является частичным совпадением между двумя в остальном различными восприятиями. Конечно, между точками и мучными червями нет вообще никакого совпадения. Следовательно, можно считать доказанным, что птицы независимо от типа воспринятых объектов, приобретя опыт, могут различать и запоминать их количества.



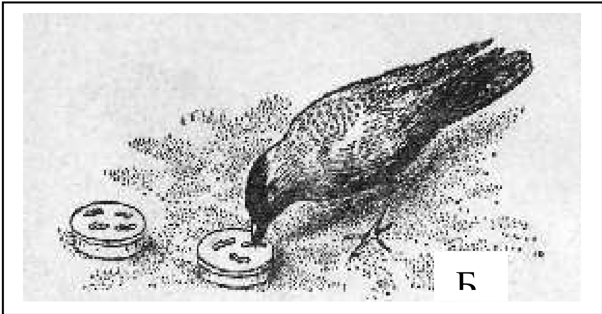


Рис. 23. А – галка открывает коробочку с тремя точками, в которой лежит корм. К другой она не притрагивается. Б – в соответствии с тем, чему галка научилась раньше, она берет три мучных червя и оставляет четыре (Фишель В., 1973).

Таким образом, ученые пришли к выводу, что птицам присущи две основные способности. Первая касается запоминания отдельных, расположенных одно около другого количеств (не более шести). Вторая способность относится к событиям, которые следуют друг за другом во времени, как, например, склевывании отдельно появляющихся горошин. И для этой способности шесть является наибольшим количеством, которое птицы могут распознать и запомнить. О. Келлер отметил, что обе эти основные способности «скрыты в человеческом счете». Эти «неназванные количества» и составляют психическое содержание птиц.

Рептилии. Черепахи, как водные, так и сухопутные, а также зеленые ящерицы решали предлагаемые экстраполяционные задачи приблизительно с одинаковым успехом. По способности к экстраполяции они стоят ниже, чем врановые, но выше, чем большинство видов птиц, отнесенных ко второй группе.

Амфибии. У бывших в эксперименте представителей бесхвостых амфибий (травяных лягушек, обыкновенных жаб) и аксолотлей не удалось обнаружить способности к экстраполяции.

Рыбы. Все изученные рыбы, в том числе карпы, гольяны**,** хемихромисы, обыкновенные и серебряные караси оказались не способны к экстраполяции направления движения пищи. Рыбы могут быть обучены решению данных задач, однако для обучения им необходимы сотни предъявлений теста.

Исследования обучаемости рыб выявили, что рыбы различают цвет, размеры и формы объектов. Чтобы проверить, различают ли рыбы цвет, в аквариум поместили одинаковые конусовидные кормушки, выкрашенные

соответственно в красный, зеленый, желтый и синий цвета (рис. 24). Только в одной из них – желтой – каждый раз оказывалась пища, остальные кормушки оставались пустыми. Рыба скоро «усвоила», что только один цвет указывает на присутствие пищи. В опытах такого рода восприимчивее всех были пескари, хотя и среди них разные особи существенно отличались друг от друга по быстроте приобретения навыка.

Подобный опыт можно проделать с любыми аквариумными рыбками, т.е. научить их различать цвета. После нескольких тренировок рыбки будут устремляться к дрессировочному цвету, даже если кормушка окажется пустой. Время от времени необходимо менять местоположение избранной кормушки, чтобы рыба не привыкала искать пищу в определенном месте.

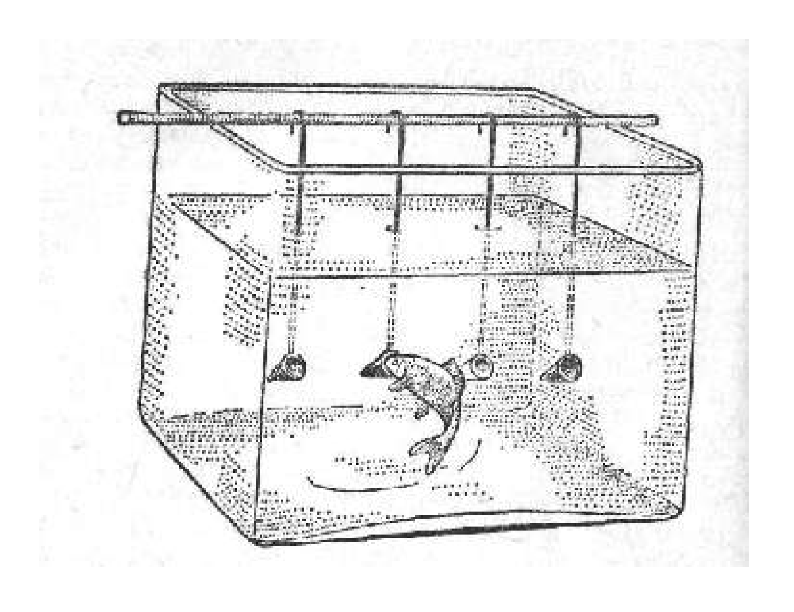


Рис. 24. Рыбка научилась брать пищу только из одной, окрашенной в определенный цвет, кормушки (Фишель В., 1973).

Проведенные исследования показывают, что уровень развития рассудочной деятельности может быть использован для характеристики отдельных таксономических групп животных. Приведенная систематизация животных по уровню развития их рассудочной деятельности, конечно, не может претендовать на большую точность. Однако она, несомненно,

отражает общую тенденцию в развитии рассудочной деятельности у исследованных таксономических групп позвоночных животных.

Различия между изучавшимися Л.В. Крушинским с сотр. животными по уровню развития их рассудочной деятельности оказались чрезвычайно большими. Особенно велики они в пределах класса млекопитающих. Столь большое различие в уровне рассудочной деятельности животных, очевидно, определяется теми путями, по которым происходило развитие адаптационных механизмов каждой ветви филогенетического древа животных.

Изучение способности животных к обобщению и абстрагированию

Обобщение и абстрагирование являются важными составляющими мыслительного процесса, благодаря которым мышление выступает как обобщенное и опосредованное отражение действительности. Эти процессы обеспечивают ту сторону мышления животных, которая не связана с экстренным решением новых задач, а основана на способности в процессе обучения и приобретения опыта.

Обобщение акцентирует внимание на мысленном выделении наиболее общих свойств, объединяющих ряд стимулов или событий, на переходе от единичного к общему. Благодаря операции сравнения поступающей информации с хранящейся в памяти (в данном случае с понятиями и обобщенными образами) животные могут совершать адекватные реакции в новых ситуациях.

Абстрагирование отражает другое свойство мыслительного процесса - независимость сформированного обобщения от второстепенных, несущественных признаков. И.М. Сеченов (1935) образно определял эту операцию как «удаление от чувственных корней, от конкретного образа предмета, от комплекса вызываемых им непосредственных ощущений».

Операция обобщения тесно связана с функциями памяти.

Для исследования способности животных к обобщению используют два основных метода: выбор по образцу и формирование дифференцировочных условных рефлексов. После серии предварительных экспериментов, с применением большого набора стимулов, подопытному животному предъявляется так называемый тест на «перенос». Он заключается в том, что вместо тренировочного набора стимулов применяют новые, в той или иной степени отличающиеся от них. Чем шире диапазон стимулов, на которые животное реагирует правильно без дополнительного доучивания, тем более отвлеченным можно считать сформированное понятие и тем выше доступная ему степень абстрагирования. Многочисленные эксперименты, проведенные на разных видах птиц и млекопитающих, показали, что животные могут формировать такие понятия как сходство и отличие, парность и непарность, симметрия, новизна, пространственные характеристики, число элементов в множестве и т д. (Зорина З.А., Полетаева И.И., 2001.).

Оказалось также, что некоторые животные могут формировать понятия не только об отдельно взятых свойствах предметов, но и так называемые «естественные понятия», например, избирательно реагировать на любые изображения человека, воды, деревьев и т.д. в широком диапазоне вариантов. Показано, что степень переноса адекватного решения на новые стимулы зависит как от условий обучения, так и от вида животного. Чем больше параметров менялось в процессе обучения, тем лучше была реакция на новые стимулы той же категории. Очень существенные различия обнаружены также в поведении животных разных видов. Так, например, голуби демонстрируют крайне низкую способность к переносу опыта, а врановые птицы решают данный тест весьма успешно. Существенные различия обнаружены и между млекопитающими разных таксонов.

Анализ выработки условных рефлексов на относительные признаки сигналов, генерализации и переноса навыков показал, что животным в той

или иной степени свойственна способность к обобщению, т.е. созданию функциональных блоков систематизированной информации о предметах, явлениях, отношениях, действиях, тождествах и т.д., хранящихся в памяти. В процессе обобщения могут формироваться понятия, которые фиксируют отличительные признаки каждого отдельного предмета, общие для данного класса. Они характеризуются разной степенью абстрагирования от конкретных свойств предмета. До недавнего времени было принято считать, что животным свойственна не истинная, а лишь относительная степень абстрагирования, когда общий признак не абстрагируется полностью, как у человека, благодаря речи, а лишь выделяется в наглядных представлениях конкретного образа (Ладыгина-Котс Н.Н., 1959). Эта точка зрения действительно отражает общую картину, типичную для большинства позвоночных, однако, благодаря данным о способности к символизации, обнаруженной при обучении животных языкам-посредникам, она получила новое освещение.

Работы по обучению языкам разных видов животных, таких как, например, обезьяны шимпанзе, дельфины, попугаи, убедительно свидетельствуют, что способность к обобщению и абстрагированию, необходимая для зачатков процесса символизации, возникает у представителей разных уровней филогенеза. Наличие у животных способности к обобщению и абстрагированию позволяет им овладеть символами и оперировать ими вместо обозначаемых реальных предметов и понятий. Эта способность выявляется как в традиционных лабораторных условиях («счет» у шимпанзе), так и в ситуации общения человека с антропоидами, дельфинами, а также попугаями и врановыми птицами. При определенных методиках воспитания и обучения, усвоенные обезьянами знаки действительно используются как символы в широком спектре ситуаций.

Открытие этого уровня когнитивных способностей животных подтверждает гипотезу Л.А. Орбели о наличии переходного этапа между

первой и второй сигнальными системами и позволяет уточнить грань между психикой человека и животных. Оно свидетельствует о том, что высшая когнитивная функция человека имеет биологические предпосылки. Тем не менее, даже у таких высокоорганизованных животных как шимпанзе, уровень овладения простейшим вариантом языка человека не превышает способностей 2-2,5-летнего ребенка.

Роль рассудочной деятельности в поведении животных

Рассудочная деятельность прошла длительную эволюцию у животных предков человека, прежде чем дать поистине гигантскую вспышку человеческого разума. Опираясь в первую очередь на такие биологические дисциплины, как эволюционное учение, нейрофизиология и генетика, можно добиться успеха в объективном познании процесса формирования мышления.

Исследования показали, что наиболее точная оценка уровня элементарной рассудочной деятельности животного может быть дана при первом предъявлении задачи, пока ее решение не было подкреплено биологически значимым раздражителем. Всякое подкрепление решений задачи вносит элементы обучения при последующих ее предъявлениях. Быстрота обучения решению логической задачи может быть лишь косвенным показателем уровня развития рассудочной деятельности.

Чем больше законов, связывающих элементы внешнего мира, улавливает животное, тем более развитой рассудочной деятельностью оно обладает. Выявлено, что рыбы и амфибии практически не в состоянии решать задачи, доступные для рептилий, птиц и млекопитающих. Среди птиц и млекопитающих наблюдается огромное разнообразие в успехе решения предлагавшихся задач. Врановые птицы по уровню развития рассудочной деятельности сравнимы с хищными млекопитающими. Едва ли можно сомневаться в том, что исключительная приспособляемость птиц из семейства врановых, которые распространены почти по всему земному шару,

в значительной степени связана с высоким уровнем развития их рассудочной деятельности.

Поведение строится на базе трех основных компонентов высшей нервной деятельности: инстинктах, обучаемости и рассудке. В зависимости от удельной массы каждого из них можно условно охарактеризовать ту или другую форму поведения как инстинктивную, условно-рефлекторную или рассудочную. В повседневной жизни поведение позвоночных животных представляет собой интегрированный комплекс всех этих компонентов. Одна из важнейших функций рассудочной деятельности - отбор той информации о структурной организации среды, которая необходима для построения программы наиболее адекватного акта поведения в данных условиях.

Поведение животных осуществляется под ведущим влиянием раздражителей, несущих информацию о среде обитания, непосредственно окружающей их. Система, воспринимающая такую информацию, была названа И.П. Павловым первой сигнальной системой действительности.

Процесс формирования мышления человека осуществляется не только при помощи первой сигнальной системы действительности, но главным образом под влиянием информации, которую он получает при помощи речи. Эту систему восприятия действительности И.П. Павлов назвал второй сигнальной системой. При помощи второй сигнальной системы человек имеет возможность получать всю сумму знаний и традиций, накопленных человечеством в процессе его исторического развития. В этом отношении и границы возможностей человеческого мышления колоссально отличаются от возможностей элементарной рассудочной деятельности животных, которые в своей повседневной жизни оперируют лишь весьма ограниченными представлениями о структурной организации среды их обитания. В отличие от животных с наиболее высокоразвитой элементарной рассудочной деятельностью и, вероятно, от своих пещерных предков, человек оказался в состоянии улавливать не только эмпирические законы, но

формулировать и теоретические законы, которые легли в основу понимания окружающего мира и развития науки.

Обучение животных в естественных условиях

Лабораторное изучение условных рефлексов проводится в условиях максимально защищенных от воздействий внешних раздражителей, которые могут вмешаться в проведение опыта и исказить его результаты. Экспериментальные камеры делают звуконепроницаемыми, сюда не попадают посторонние запахи, камеры защищены от вибрации, в них сохраняется постоянная температура, влажность, освещенность и т.п. Для выработки условных рефлексов обычно подбирают самые простые и незамысловатые раздражители: звонки, свистки, свет электрической лампочки, стук метронома, чистые тоны, тактильные воздействия на определенные участки кожи. Таким образом, создаются сугубо искусственные условия.

В то же время мир, в котором обитают все живые существа, перенасыщен раздражителями. До нас постоянно доносятся какие-то звуки; меняются картины перед глазами; всегда чем-то пахнет; кожные рецепторы передают в мозг информацию о дуновениях теплого ветерка, пощипывании мороза, неприятное ощущение от стекающей по лицу капли пота. Чрезвычайно редко создается ситуация, когда о явлениях окружающего мира нас информируют простые одиночные раздражители. Для волка олень не только комплекс зрительных стимулов; о его присутствии хищнику сообщают запах, рев оленя, стук копыт, треск ломающихся сучьев, раздвигаемых телом зверя, шелест травы и тревожный крик птицы, вылетевшей при его приближении. Вот почему условные рефлексы животных, обитающих в привычной для них среде, обычно вырабатываются на целые комплексы раздражителей. Формирование поведения животных в естественной обстановке является синтезом поведенческих актов, типичных

для вида и индивидуального опыта животного, приобретаемого в процессе жизни в сложных, постоянно меняющихся условиях. Процесс накопления индивидуального опыта каждым животным начинается практически с самого рождения. Врожденное поведение как снежный ком обрастает приобретенными компонентами, которые гармонично встраиваются в инстинктивное поведение. При этом необходимо отметить, что навыки, которыми в течение жизни овладевает животное, образуются с разной скоростью, имеют разную прочность, и возникают под воздействием различных стимулов. Кроме хорошо изученных в лабораторных условиях типов условных рефлексов, в естественных условиях проявляются и некоторые другие.

Ученые выделяют следующие виды обучения, наблюдаемые в природной обстановке:

1. натуральные условные рефлексы;
2. импринтинг, или запечатление;
3. опосредованное, или имитационное, обучение;
4. облигатное обучение;
5. факультативное обучение.

Основным компонентом поведения является навык. **Навык** - автоматическое действие, совершаемое без заметного участия сознания, рационально, достаточно быстро и правильно, без лишних затрат физической и психической энергии. Навык является важнейшей формой *факультативного научения*. Основные особенности навыка:

1. способность к выработке навыка проявляется только лишь на определенном уровне филогенеза. В процессе формирования навыка применяется врожденная двигательная реакция или новая на впервые предъявленную ситуацию. В последнем случае появляется новое, генетически не фиксированное поведение.

2., решающим для закрепления навыка является положительное подкрепление совершенного действия.

3. навык формируется в результате упражнений и нуждается в дальнейшей тренировке для сохранения и закрепления.

Натуральные условные рефлексы - это условные рефлексы на натуральные раздражители, образующиеся практически после первой встречи с безусловным раздражителем. В роли безусловных раздражителей выступают такие, как вкус и запах пищи, типичной для данного вида, опасность, которой приходится часто избегать представителям данного вида, и т.п. Иногда натуральные условные рефлексы рассматривают как промежуточную ступень между условными и безусловными рефлексами.

Импринтинг – особая группа натуральных рефлексов. Заключается в очень быстром обучении животного определенным жизненно важным действиям. Импринтинг может происходить в строго определенные критические периоды онтогенеза. Обычно запечатление осуществляется в раннем детстве и может произойти только в течение специального чувствительного периода, а, если этот период будет упущен, в более поздние сроки оно уже не осуществится. Классический пример запечатления - формирование реакции следования за матерью у птенцов выводковых птиц, или, по современной терминологии, запечатление привязанности. Сама по себе реакция эта врожденная, но в течение первых часов после вылупления молодые птицы должны «запечатлеть» облик матери. Если в этот период утята не увидят утки, то впоследствии будут ее бояться. Более того, у утенка, не встретившего в соответствующий период подходящего для запечатления объекта, в дальнейшем его поведение будет резко нарушено: он будет избегать контактов со всеми живыми существами. Если же в этот период на глаза утенку попадает какой-нибудь движущийся предмет, например футбольный мяч или игрушечная машина, то он начинает реагировать на него как на свою мать и всюду следовать за ним. Так, например, К. Лоренц

выращивал разных представителей отряда гусеобразных в изоляции от сородичей в течение первой недели жизни и отметил, что такие птицы предпочитают следовать за людьми, а не за птицами своего вида. Классический импринтинг характерен для копытных животных и других зрелорождающихся млекопитающих, для выводковых птиц и характеризуется исключительно быстрым формированием. Рефлекторные акты, осуществляемые животными на основе информации, усвоенной путем запечатления, обычно являются фрагментами инстинктивных реакций, поэтому необходимость их образования генетически запрограммирована. Они видоспецифичны, и их образование почти так же обязательно, как и наличие самих инстинктов.

К. Лоренц (1965) указывал, что импринтинг лежит в основе ключевых стимулов, играющих важную роль в осуществлении инстинктивных реакций. Лоренц отмечал, что по своим свойствам запечатление существенно отличается от обычного ассоциативного обучения, прежде всего, тем, что оно происходит в определенный, достаточно узко ограниченный период онтогенеза. Второе его отличие состоит в том, что эффект запечатления необратим и в обычных условиях не угашается. В связи с этим запечатление птицей особи чужого вида может полностью дезорганизовать ее общественное поведение в будущем. Анализируя явление запечатления и его роль в формировании поведения, Лоренц обращал внимание на сходство его с процессом дифференцировки органов в эмбриогенезе. В обоих случаях наличие чувствительного периода - необходимое условие для осуществления определенной реакции формообразования.

Помимо запечатления привязанности, которое обеспечивает контакт птенцов с матерью в ранний период онтогенеза, существует и так называемое половое запечатление, которое обеспечивает последующий правильный выбор полового партнера птицей по достижении ею половозрелости. Если первая форма запечатления характерна для выводковых птиц, то вторая форма играет существенную роль и в формировании поведения птенцовых. Так,

например, в опытах К. Лоренца и его учеников селезни, воспитанные уткой другого вида, став взрослыми, пытались спариваться только с самками вида-воспитателя, игнорируя самок собственного вида. Сходным образом ведут себя и птенцовые виды. Самцы зебровой амадины, воспитанные бенгальскими амадинами, впоследствии ухаживали только за самками вида-воспитателя.

Впервые описав явление запечатления, Лоренц привлек к нему пристальное внимание исследователей многих специальностей, которые изучили его роль в формировании поведения животных разных систематических групп, уточняли продолжительность и значение чувствительных периодов, влияние параметров запечатлеваемого стимула, сопоставляли свойства запечатления и ассоциативного обучения и т.д.

Опосредованное, или имитационное, обучение - взаимообучение животных, приобретение ими при общении новых элементов поведения, повышающих устойчивость, «надежность» популяции в борьбе за существование. Опосредованное обучение обычно происходит на основе врожденной способности животных к подражанию, часто подкрепляется определенной сигнализацией и закрепляется памятью. В формировании условных рефлексов важное значение имеет способность перенимать опыт путем подражания своим товарищам по стае и даже животным другого вида. Опосредованное обучение отмечается почти у всех видов млекопитающих и птиц, а также у многих видов рыб. Поэтому условные рефлексы, приобретаемые в результате опосредованного обучения, физиологи нередко называют имитационными условными рефлексами. Методика их образования предельно проста. В экспериментальное помещение приводят двух собак. Одну из них привязывают, и на ее глазах у второй обычным путем вырабатывают какой-нибудь рефлекс. Если теперь собак поменять местами, то станет ясно, что условный рефлекс образовался и у «зрителя».

Самое главное значение опосредованного обучения заключается в том, что при этом необходимый для жизни животного в тех или иных условиях внешней среды набор приобретаемых элементов поведения создается без непосредственного воздействия на данное животное безусловного раздражителя. Это очень важно при жизни в естественных условиях. Животное получает, например, оборонительные реакции к данному хищнику, не испытав на себе его прямого воздействия, без болевого раздражителя. Ему достаточно лишь видеть, как хищник схватил их соседа по группе, а в ряде случаев наблюдать, как соседи стараются избегать опасного животного, или просто воспринимать их сигналы опасности. То же можно сказать и в отношении ядовитой пищи: необязательно животным самим испытывать ее ядовитое действие. Вполне достаточно понаблюдать, что едят или чего избегают его более «опытные» соседи. При получении опыта индивидуальным путем каждое животное должно на себе непосредственно испытать вредное действие хищника или ядовитой пищи, что обычно в природе влечет за собой гибель животного. В группе этот опасный безусловный раздражитель заменен примером более опытных особей, а также их сигналами, передающими информацию о надвигающейся опасности. Таким путем необходимые особенности поведения (опыт) передаются в общении с себе подобными в естественных условиях с неизмеримо меньшим числом ошибок, а, следовательно, и с меньшей потерей численности популяции. В этом заключается огромное адаптивное значение опосредованного обучения.

Л.А. Орбели (1949) указывал, что имитационное поведение - «это главный охранитель вида», так как «громадное преимущество заключается в том, что «зрители», присутствующие при акте повреждения члена их же стада или их сообщества, вырабатывают рефлекторные защитные акты и таким образом могут в будущем избежать опасности».

Э. Сетон-Томпсон (1957) пишет, что у каждого дикого животного есть три источника познания. Первый источник - это опыт предков, инстинкт, переданный ему по наследству. Этот опыт накопился у целого ряда поколений за долгие века борьбы с опасностями. Второй источник познания - пример родителей и других взрослых животных того же вида. Детеныш перенимает все обычаи и повадки своего племени. Третий источник познания - собственный опыт.

Можно говорить о двух типах опосредованного обучения, постоянно переплетающихся и дополняющих друг друга: обучение в несемейных группах животных и обучение в семейных группах. В прошлом умение подражать рассматривали как показатель высокого уровня развития. Однако способность к образованию имитационных условных рефлексов связана не с уровнем развития мозга, а со степенью совершенства анализаторных систем, в первую очередь зрительного анализатора, со стадным образом жизни, с характером семейных отношений. У многих рыб (карасей, трески, сайды, пикши) имитационные рефлексы, пищевые и оборонительные, образуются лучше, чем у крыс. У собак они легче поддаются действию внешнего тормоза, чем у павианов; зато у последних на основе подражания возможно угашение условных рефлексов. Особенно хорошо развито подражание у молодых животных. Детеныши макаков лапундер способны образовывать на основе подражания пищевые условные рефлексы и длительное время их сохранять, ни разу не получая подкрепления. Можно обнаружить существенные различия лишь в отношении сложности и количества одновременно вырабатываемых имитационных условных рефлексов. Видимо, только у человекообразных обезьян на основе подражания возможны образование цепей условных рефлексов, состоящих из 8-10 движений, переделка положительных реакций в отрицательные, а отрицательных - в положительные, дифференцирование близких раздражителей при одновременном и последовательном их предъявлении.

Облигатное обучение - внешне очень напоминает инстинктивное поведение, но представляет собой результат накопления индивидуального опыта в жестких, типичных для данного вида рамках. Видоспецифическое поведение является сложным переплетением врожденных и приобретенных элементов. Для нормального существования каждого биологического вида, каждый его представитель должен освоить вполне определенный комплекс навыков, составляющих особенности характерного для него поведения.

Реализация видового опыта в индивидуальном поведении в большой степени нуждается в процессах научения на ранних этапах поисковой стадии инстинктивного акта, поскольку реакции на единичные, случайные признаки каждой конкретной ситуации не могут быть запрограммированы в процессе эволюции. Так как без включения вновь приобретаемых элементов в инстинктивное поведение, реализация видового опыта неосуществима, то эти включения наследственно закреплены. Другими словами, представитель биологического вида может быть научен только тем формам поведения, которые ведут к завершающим фазам видоспецифических поведенческих актов. Так, например, для формирования нормального охотничьего поведения кошки, котенку необходимо обучение разнообразным приемам ловли и умерщвления добычи. Однако, несмотря ни на какое обучение, в процессе охоты кошка использует только те приемы, которые типичны для данного вида.

Факультативное обучение - в противоположность облигатному, факультативное обучение, согласно Г. Темброку, включает в себя все формы сугубо индивидуального приспособления к особенностям тех конкретных условий, в которых живет данная особь. Совершенно естественно, что эти условия не могут быть одинаковыми для всех представителей данного вида. Способствуя, таким образом, максимальной конкретизации видового поведения в частных условиях среды обитания вида, факультативное

научение является наиболее гибким, лабильным компонентом поведения животных.

Конкретизация видового опыта путем добавления в инстинктивное поведение индивидуального опыта присутствует на всех этапах поведенческого акта. Так, американский этолог Р.А. Хайнд указывает на изменение инстинктивного поведения научением через изменение сочетания раздражителей, выделения их из общего фона, усиление и т.д.

Основой научения в этом случае являются сложные динамические процессы в центральной нервной системе, особенно в ее внешних отделах, где осуществляется афферентный синтез разнообразных реакций, обусловленных внешними и внутренними факторами. Затем эти раздражения сопоставляются с ранним индивидуальным опытом, и в результате формируется готовность к выполнению вариабельных ответных действий на ситуацию. Следующий за этим анализ результатов является пусковым механизмом нового афферентного синтеза и т.д. Так, в дополнение к видовым программам, формируются индивидуальные программы, на которых основываются процессы научения. Важно заметить, что животное является в этом процессе не пассивным научаемым, а само активно участвует, обладая «свободой выбора» взаимодействия.

Подводя итог, можно сказать, что основой научения является формирование эффекторных программ предстоящих действий, в процессе которых происходит сопоставление и оценка внешних и внутренних раздражителей, видового и индивидуального опыта, регистрация параметров и проверка результатов совершаемых действий.

Усложнение инстинктивного поведения в процессе эволюции требует расширения диапазона способности к научению; усиленное же в результате включения элементов научения, инстинктивное поведение становится более пластичным, т.е. поднимает его на более высокий уровень, что приводит к эволюции поведения как единого целого. Такие эволюционные

преобразования охватывают как содержание врожденных поведенческих программ, так и возможности обогащения их научением. В этом процессе развития разницей в поведении между низшими и высшими животными является не смена простого поведения на более сложное, как может показаться с первого взгляда, а то, что к простейшим формам добавляются более сложные, что ведет к повышению вариабельности поведения.

5.2. Память

Память – способность хранить информацию; различают кратковременную и долговременную память. *Кратковременная память* – это сохранение временных нервных связей между соответствующими нейронами коры больших полушарий в течение относительно короткого времени. Постепенно затухающая после научения кратковременная память сосуществует с нарастающей долговременной памятью. В ходе этого сосуществования введенная в мозг информация (соответствующая временная связь) переходит из кратковременной памяти в долговременную. Кратковременная память, по-видимому, связана с циркуляцией информации по кольцевым связям нейронов в лимбической системе головного мозга.

Долговременная память – сохранение временных связей долгое время, соизмеримое с длительностью жизни. Долговременная память связана со стабильной реорганизацией межнейронных связей, реализующейся на основе метаболических процессов, протекающих в нервных клетках различных мозговых образований (синтеза специфического белка) при научении и в течение определенного времени после его завершения.

Различают следующие виды памяти: образная (возникает при однократном восприятии запоминаемой ситуации), эмоциональная (закрепление и последующее воспроизведение определенных эмоциональных ситуаций), зрительная, слуховая, двигательная и др. У животных хорошая

память, так лошади и крупный рогатый скот узнают людей, ухаживавших за ними, через 3-5 лет. Многие животные долго не забывают своих обидчиков.

Некоторые исследователи на этапе, предваряющем кратковременную память, дополнительно выделяют сенсорную или сверхкороткую память. Продолжительность ее существования - 50-500 мс. Сенсорный след невоспроизводим. Он представляет собой начальный этап обработки информации, поступающей из внешней и внутренней среды организма. Центральное место в формировании сенсорной памяти занимает импринтинг, врожденная реакция следования за движущимся объектом, а также запоминание окружающих предметов и обстановки. В основе импринтинга лежит образование энграммы (сенсорный след в нейронах и глиальных клетках подкорковых ядер и коры больших полушарий). В процессе научения и формирования сенсорного следа наблюдается гиперполяризация нейронов вследствие возросшей калиевой проводимости их мембранного комплекса. Далее происходит активизация натриевого насоса, что ускоряет синаптическое продвижение нервного импульса.

Устойчивость энграмм особенно велика у животных в раннем постнатальном периоде. Известны чувствительные периоды раннего онтогенеза, когда происходит быстрое и устойчивое образование сенсорных следов, которые на системном уровне проявляются в форме импринтинга. В эти чувствительные периоды сенсорные следы от зрительного, слухового, обонятельного анализаторов очень быстро переадресовываются в блоки долговременной памяти животных.

После фильтрации афферентации (отбора потока импульсов афферентных нейронов) в процессе сенсорной памяти отобранная информация поступает в систему кратковременной памяти. В долговременную память поступает только информация большой значимости. Долговременная память формируется под влиянием систем подкрепления, т.е. имеет условно-рефлекторную составляющую. Информация в долговременной памяти от одних и тех же стимулов внешней среды у разных

индивидуумов будет иметь существенные отличия. Искажения восприятия действительности происходят вследствие того, что сенсорный след фильтруется гиппокампом и изменяется под влиянием других структур лимбической системы, отвечающих за эмоциональную окраску потребностей животного организма.

Воспоминания - процесс извлечения информации из долговременной памяти, сильно зависит от эмоционального состояния. В настоящее время изучен недостаточно, представляет большой научный интерес. Эксперименты на людях показали, что воспоминания прежнего опыта связаны с деятельностью височных отделов коры больших полушарий; возбуждение структур лимбической системы облегчает этот процесс.

Забывание. Процесс утраты информационного следа в структурах центральной нервной системы происходит на всех этапах научения и формирования памяти. На уровне кратковременной памяти забывание происходит вследствие замещения одного сенсорного следа другим или его разрушения в результате фильтрации. В блоке долговременной памяти информация «стирается» в случае ее длительной невостребованности. Когда информация многократно извлекается из долговременной памяти, происходит ее закрепление в форме обновления электрохимических и морфологических носителей информации.

Долговременная память может искажаться, так как в процессе онтогенеза происходит накопление ошибок в механизмах репликации ДНК и транскрипции РНК. Такие возрастные изменения затрагивают и нервную систему, и, в частности, механизмы памяти.

Как показывают исследования, явление памяти связано не с одной, а с комплексом структурно-функциональных образований головного мозга, а именно с таламусом, гипоталамусом, мозжечком, лимбической системой (гиппокамп, миндалины), ретикулярной формацией и, конечно, с корой больших полушарий.

Мозжечок. Исследования последних лет наводят на мысль, что в мозжечке может храниться большое разнообразие классических условных рефлексов. Например, в одном эксперименте у кролика выработали условный рефлекс моргания одним глазом в ответ на определенный музыкальный тон. С этим тоном (Условный Рефлекс) неоднократно сочеталось воздействие струи воздуха, направленной прямо в глаз (Безусловный Рефлекс). Как и у людей, у кролика раздражающий стимул, в данном случае дуновение воздуха, вызывает рефлекс моргания (БР). После того как этот стимул несколько раз сочетался со звучанием тона, кролик начал моргать при одном только звуке (УР).

После того как выработка условного рефлекса завершилась, экспериментаторы удалили у кролика очень небольшой участок мозжечка с левой стороны, со стороны того глаза, где был выработан рефлекс. Условный рефлекс исчез полностью, но безусловный - моргание при воздействии струи воздуха сохранился. Добавим, что после этой операции условный рефлекс на музыкальный тон мог быть образован только для правого глаза - условнорефлекторная связь с веком левого глаза больше не устанавливалась. Соответствующие следы памяти, по-видимому, сохранялись только в одной определенной области мозжечка в глубинных мозжечковых ядрах, и разрушение этой области разрушало и сами следы.

Гиппокамп. За прошедшие три десятилетия гиппокамп был объектом многочисленных исследований, но все еще в точности не известно, какую именно роль он играет в процессах научения и памяти. Однако все же имеются некоторые указания на его возможные функции. Имплантируя электроды в отдельные нейроны головного мозга крысам, ученые узнали, что некоторые нейроны гиппокампа, вероятно, реагируют только тогда, когда животное находится в определенном участке знакомого окружения. Клетка, активность которой регистрировали, оставалась в покое до тех пор, пока животное не оказывалось в определенном месте. В этот момент нейрон начинал давать быстрый разряд. Как только крыса проходила мимо этого

места, нейрон затихал. Таким образом, по крайней мере, у крыс гиппокамп, очевидно, играет важную роль в усвоении «пространственной карты» окружающего мира. Гиппокамп у крысы в определенном смысле «узнает» то место в пространстве, где крыса уже когда-то была. Если гиппокамп поврежден, способность крыс ориентироваться в лабиринте сильно нарушается.

Гиппокамп получает информацию, хотя и весьма непрямым путем, от всех органов чувств. Сигналы, идущие по нервным путям от ствола мозга и коры, подвергаются значительной переработке, но, в конце концов, достигают гиппокампа, миндалины, гипоталамуса или всех этих структур. Пути, идущие от коры вниз, тоже проходят через эти структуры. В одном эксперименте с низшими обезьянами было показано, что только одновременное удаление и гиппокампа, и миндалины уничтожает как результаты предшествующего научения, так и возможность дальнейшего обучения. До операции обезьяны довольно быстро обучались выбирать из двух предъявленных предметов новый - тот, который они раньше не видели. После операции обезьяны, у которых были удалены только миндалины или только гиппокамп, справлялись с задачей почти так же успешно, как и нормальные животные. У обезьян, лишившихся обеих этих структур, частота правильных ответов снижалась до 60%, что близко к случайной величине. Либо животные не могли усвоить критерий, по которому нужно было сделать выбор, либо не могли запомнить и распознать те предметы, которые уже видели.

Кора больших полушарий. Низшие обезьяны могут обучаться решению многих видов задач, предполагающих сложное научение. Животных обучают, например, решать задачи на различение предметов, и если в результате прежнего опыта в этой области они начинают быстрее решать последующие задачи, то у них сформировалась установки на обучение. Так, в задаче на выбор «инородного элемента», предложенной психологом-приматологом Гарри Харлоу, обезьянам предъявляли набор из

трех предметов, два из которых были идентичными, например, два игрушечных легковых автомобиля и игрушечный грузовик. За выбор предмета, отличного от двух других, животные получали вознаграждение. После того как обезьяна в ряде предъявлений выбирала грузовик, ей предлагали три совершенно иных предмета - например, два апельсина и одно яблоко. В конце концов, у обезьяны, очевидно, формировалось представление об «инородности» и она отбирала непарный предмет при первом же предъявлении. После удаления обширных участков височных долей коры способность к формированию подобных представлений утрачивалась.

Теория биохимических изменений пытается объяснить, какие биохимические процессы происходят при запуске механизмов памяти. Согласно литературным данным, насчитывается несколько десятков веществ белкового происхождения, которые каким-то образом связаны с обучением и памятью. Отмечается, что при формировании долговременной памяти усиливается синтез РНК в нервных клетках. Если этот процесс блокировать, то научение животных затрудняется. С памятью связаны также гормоны – окситоцин затормаживает образование следов памяти; эндорфины тормозят научение; вазопресссин стимулирует образование сенсорных следов (энграмм); норадреналин, дофамин закрепляют следы памяти.

5.3. Эмоции

Эмоции – поведенческие реакции на воздействие раздражителей, проявляющиеся в виде восторга, радости, дружелюбия, боязни, горя, страха, злобы, ярости, смелости, любопытства, настороженности, привязанности, ревности, боли, удовольствия. При проявлении различных эмоций животные изменяют положение головы, шеи, ушей, хвоста, волос, издают голосовые и

другие звуковые сигналы. Они могут кусать, лягаться, бодаться, топтаться на месте, рыть землю, бегать, прыгать.

Биологический смысл эмоциональных реакций у животных состоит в том, что они служат индикатором эмоционального состояния, дистантным сигналом для других особей своего вида. Эмоциональное выражение закрепилось в ходе эволюции как одна из форм «сигнальной» деятельности.

«Эмоциональное переживание» отражается в комплексе вегетативных реакций, при этом возникают изменение частоты сердечных сокращений, кровяного давления, амплитуды и ритма дыхания, потоотделения, расстройства пищеварительной системы и т.п. Кроме вегетативных реакций возникают также и соматические изменения (мимики, позы), возможно возникновение эмоционального шока в виде гипертонуса - своеобразного «окаменения», обусловленного котрактурой скелетных мышц.

С общебиологических позиций эмоции – это форма отражения живым организмом объективной реальности в виде ее субъективного переживания (Мурик С., 2006). Разнообразные раздражители, действуя на организм, вызывают не только машинообразные ответные реакции в виде движений или вегетативных реакций, но и сопутствующие переживания – эмоции – радость, гнев, боль, страх, удовольствие.

Брюс Фогл (1999) считает, что человеку трудно представить себе мир чувств и всю гамму ощущений животного, поэтому мы судим о них через призму собственного восприятия, познаний и переживаний той сенсорной информации, которую получили через органы чувств: визуальной – глазами, вербальной – ушами, вкусовой – языком, запаховой – обонянием, а тактильной – осязанием. Однако восприятие мира органами чувств у животных может быть совершенно другим. Так, например, известно, что кошки не различают красный цвет, хорошо улавливают ультразвуковые волны при писке мыши; у кошек нет на языке сосочков, воспринимающих сладкий вкус; в отличие от человека, в их коже нет рецепторов, вызывающих

чувство невыносимой боли при соприкосновении с пламенем или кипятком. Как тогда описать мир их чувств и ощущений, несвойственных человеку?

Чувства и ощущения – неотъемлемая часть поведения животных. Сенсорная информация включает сложную цепь аналитико-синтетической деятельности отделов головного мозга. Сведения об анатомической природе эмоций были собраны из опытов с разрушением и стимуляцией различных отделов мозга, а также из изучения функций мозга человека в клинике в связи с операциями на мозге и проведением различных процедур.

Первая наиболее стройная концепция, связывающая эмоции с функциями определенных структур головного мозга, была опубликована в 1937 году и принадлежит американскому невропатологу Дж. Пейпецу (в литературе встречается различный перевод его фамилии – Папез, Папенс, Папец, Пейпез). Изучая эмоциональные расстройства у больных с поражением гиппокампа и поясной извилины, он выдвинул гипотезу о существовании единой системы, объединяющей ряд структур мозга и образующей мозговой субстрат для эмоций (Данилова Н.Н., Крылова А.Л., 1989).

Согласно его представлениям, эмоциональное реагирование связано с циркуляцией возбуждения по кругу (позже названный кругом Пейпеца), в который входит четыре структуры мозга: гиппокамп (или старая кора) → мамиллярные ядра гипоталамуса (промежуточный мозг) → передние ядра таламуса (промежуточный мозг) → поясная извилина (часть новой коры или неокортекса) (рис. 25) (Мурик С., 2006). Возбуждение возникает в гиппокампе, затем переходит в гипоталамус, где вовлекаются нейрональные механизмы вегетативных реакций. Далее из гипоталамуса возбуждение через передние ядра таламуса направляется в поясную извилину, когда и появляется собственно эмоциональное переживание.

ПЕРЕДНИЕ ЯДРА ТАЛАМУСА

ПОЯСНА Я

МОЗОЛИС ТОЕ ТЕЛО



Рис. 25. Структурная основа эмоций (по данным С. Мурик, 2006).

В 1952 году американский нейрофизиолог Поль Мак-Лин своими исследованиями показал, что помимо круга Пейпеца в генерации эмоций принимают участие миндалины, ядра среднего мозга (черная субстанция, голубое пятно ретикулярной формации), обонятельные луковицы. Он ввел термин «лимбическая система» (от лат. Limbus – край, кайма) для объединения образований головного мозга, являющихся мозговым субстратом эмоций. Роль отдельных компонентов лимбической системы не совсем ясна, о чем свидетельствуют эксперименты с их экстирпацией или электрической стимуляцией (Данилова Н.Н., Крылова А.Л., 1989; Мурик С., 2006; Иванов А.А., 2007).

Рассмотрим кратко роль структурных образований головного мозга в эмоциональных переживаниях.

Гипоталамус является важнейшей структурой головного мозга при запуске и прекращении основных типов врожденного поведения. Он запускает вегето-соматические реакции организма, которые придают эмоциям внешнюю специфическую окраску (мимику, сосудистые реакции, плачь, дрожь и т.д.). Гипоталамус в этиологии эмоций рассматривают как исполнительную систему. Он участвует в регуляции полового и агрессивно-оборонительного поведения.

Миндалины - у высших животных расположены в коре в основании височной доли. Повреждение миндалин нарушает механизм эмоций, в результате чего однократное обучение делается невозможным. По данным В.М. Смирнова (Данилова Н.Н., Крылова А.Л., 1989), электрическая стимуляция миндалины у пациентов вызывает эмоции страха, гнева, ярости и редко удовольствия. Ярость и страх вызываются раздражением различных отделов миндалины. Опыты с двусторонним удалением миндалины свидетельствуют о снижении агрессивности животного. Это было доказано К. Прибрамом (1975) в опытах на обезьянах в колонии макак-резусов. После двустороннего удаления миндалины у вожака стаи, который отличался властностью и занимал высшую ступень зоосоциальной иерархии, исчезла агрессивность, и он переместился на самую низшую ступень зоосоциальной лестницы. Его место занял наиболее агрессивный самец, который до операции был вторым в иерархии, а бывший лидер превратился в покорное, испуганное животное.

Миндалина получает обширную информацию о внешнем мире, ее нейроны реагируют на световое, звуковое и кожное раздражение. Считается, что миндалины прямо не участвуют в формировании эмоций, однако при уже сформировавшемся эмоциональном возбуждении лимбической системы они обеспечивают выбор поведения, взвешивая биологическую значимость нескольких конкурирующих эмоций (Иванов А.А., 2007).

Гиппокамп – его роль в процессе развития эмоций не выяснена. Опыты с полным разрушением гиппокампа не приводят к исчезновению у животного каких-либо эмоций.

Поясная извилина – обладает обширными нервными связями с подкорковыми образованиями и различными областями коры больших полушарий. Она осуществляет функцию высшего координатора действий всех структур головного мозга, участвующих в формировании эмоций.

Выявлено, что при разрушении поясной извилины у самок крыс наступает гиперсексуальность и не проявляется материнский инстинкт.

Таламус – еще В.М. Бехтерев предположил, что он является центром эмоций (Ноздрачев А.Д. и др., 1991). В XX в. У. Кеннон и Ф. Бард создали теорию, в соответствии с которой эмоционально окрашенное восприятие определяется первоначально активизацией таламических структур, вторично влияющих на кору больших полушарий. Благодаря циркуляции информации с рецепторов между специфическими ядрами таламуса и сенсорными нейронами коры больших полушарий происходит определение биологической значимости поступающей информации (или анализ), формируется программа действия (синтез) и обеспечивается целостное восприятие поступающей информации.

Ретикулярная формация – ее, согласно «активационной теории» Д. Линдсли (1949), возбуждают внешние и внутренние стимулы. Ретикулярная, или сетчатая формация представляет собой самостоятельное структурно-физиологическое образование ЦНС, расположенное главным образом в продолговатом и среднем мозге. Нейроны ее имеют короткие и ветвистые отростки, которые переплетаясь, образуют подобие сети. Нейроны объединяются в ядра, например, только на уровне нижней части продолговатого мозга насчитыватся около 90 различных ядер. Отростки нейронов образуют восходящую и нисходящую системы. От ретикулярной формации по восходящим проводящим путям импульсы распространяются на гипоталамус, таламус, гиппокамп, кору больших полушарий. По нисходящим путям импульсы идут к мотонейронам спинного мозга.

Полная перерезка ретикулярной формации у животных вызывает кому и смерть; при частичной перерезке развивается сонливость, из которой могут вывести сильные раздражения экстеро- или интерорецепторов. С сетчатой системой связано проявление таких эмоций, как ярость, страх, удовольствие. Разрушение очень небольшого участка этой системы в

гипоталамусе превращало послушное, прирученное животное в дикое. Поведение такого животного становилось настолько агрессивным, что представляло опасность для экспериментаторов. Раздражением соответствующих участков ретикулярной формации в гипоталамической области можно вызвать эмоции страха, наказания или, напротив, удовольствия. К примеру, крысе вживляли электроды в вентромедиальное ядро подбугорья (гипоталамуса). Раздражение этого пункта было очень приятно крысе. Она сама могла вызывать раздражение, нажимая на рычаг прибора, и животное раздражало собственный мозг по нескольку тысяч раз в час в течение 1-2-х суток, пока не наступало физическое изнеможение (Голиков А.Н. и др., 1991).

Лобная и височная кора больших полушарий – экспериментальным путем было выявлено, что они регулируют эмоции. Так при поражении лобных долей коры у человека отмечали два синдрома: эмоциональную тупость и растормаживание низших эмоций и влечений. У обезьян с поврежденной лобной корой возрастает сексуальная активность; при этом животные стремятся спариться с любым другим живым объектом в их окружении, включая животных других видов и человека. Билатеральное удаление у обезьян височных полюсов коры ведет к подавлению их агрессивности и страха (Данилова Н.Н., Крылова А.Л., 1989; Иванов А.А., 2007).

Большие полушария – изучение их функций выявило эмоциональную асимметрию мозга. У человека положительные эмоции связаны в основном с левым полушарием, отрицательные – с правым. Известно, что правое полушарие регулирует работу левой половины тела, а левое – правой. Соответственно левая половина лица человека в большей степени отражает отрицательные, а правая – положительные эмоции. Эти различия проявляются уже у новорожденных, в частности в асимметрии мимики при вкусовом воспроиятии сладкого и горького (Ноздрачев А.Д.,

Баранникова И.А., Батуев А.С. и др., 1991). По данным В.Л. Деглина (Данилова Н.Н., Крылова А.Л., 1989), временное выключение левого полушария электросудорожным ударом тока вызывает сдвиг в эмоциональной сфере «правополушарного человека» в сторону отрицательных эмоций; настроение ухудшается, человек пессимистически оценивает свое положение, жалуется на плохое самочувствие. Выключение таким же способом правого полушария вызывает противоположный эффект – улучшение эмоционального состояния. Исследованиями Т.А. Доброхотовой и Н.Н. Брагиной установлено, что больные с поражениями в левом полушарии тревожны, озабочены. Правостороннее поражение сочетается с легкомыслием, беспечностью. Эмоциональное состояние благодушия, безответственности, беспечности, возникающее под влиянием алкоголя, связывают с его преимущественным воздействием на правое полушарие мозга. Распознавание мимики в большей степени связано с функцией правого полушария.

Таким образом, эмоции нельзя связать с функцией ограниченного круга структур головного мозга (например, круг Пейпеца). Все образования головного мозга связаны между собой нервными путями. Поступившая информация циркулирует между ними, формируется программа, которая реализуется эмоционально окрашенным поведением животного или человека в конкретной ситуации. Несомненно то, что существуют отдельные структурно-физиологические образования головного мозга, или, если их так можно назвать центры, которые отвечают за поведенческое выражение эмоций – страх, ярость, удовольствие и т.д. С. Мурик (2006) отмечает, что немецкие физиологи Р. Шмидт и Г. Тевс не так давно обреченно заявили, что пока не существует единой общепринятой научной теории эмоций, а также точных данных о том, в каких центрах, каким образом эти эмоции возникают, и каков их нервный субстрат.

Гуморальная природа эмоций. Исследованиями было установлено, что в возникновении эмоций большую роль играют биологически активные вещества, в том числе гормоны, а именно серотонин, дофамин, норадреналин. Они вырабатываются в каком-то количестве в структурно-функциональных образованиях головного мозга. Согласно точке зрения С. Кети (Данилова Н.Н., Крылова А.Л., 1989), с ростом концентрации серотонина в мозге настроение у человека поднимается, а его истощение вызывает состояние депрессии. Критическая роль катехоламинов (к ним относится норадреналин) в развитии депрессии подтверждается данными о биохимических процессах в мозге под влиянием электрошоковой терапии. Положительный эффект такой терапии в 80% случаев устраняет депрессию и связан с усилением синтеза норадреналина в мозге. *Норадреналин* образуется в голубом пятне ретикулярной формации и обеспечивает баланс процессов возбуждения и торможения. В больших дозах он вызывает тяжелые стрессовые состояния, а его недостаток – глубокую депрессию, он принимает участие в формировании чувства удовольствия. Рост концентрации норадреналина и ослабление тормозного влияния серотонина ведет к повышению агрессивности. Так, у агрессивных мышей более низкий уровень содержания серотонина в гипоталамусе, миндалине и в гиппокампе по сравнению с неагрессивными. У прирученных животных содержание серотонина в мозге больше, чем у диких. Введение предшественника серотонина угнетает агрессивность животного.

Черная субстанция (образование среднего мозга) продуцирует эндогенный опиат *дофамин* – аналог наркотического вещества опиума. Его называют «гормоном радости», он положительно меняет эмоциональное состояние, понижает чувствительность к боли. Дофамин также формирует чувство удовольствия в крайней форме его проявления – в виде эйфории. При недостатке дофамина возникает депрессия, а его предельная недостаточность отмечается при болезни Паркинсона. К.В. Судаков

(Иванов А.А., 2007) отмечает, что хронический избыток дофамина может быть причиной развития у человека некоторых форм шизофрении.

Современные данные исследований нейрохимии головного мозга указывают на жесткую зависимость настроений и переживаний человека, следовательно, и животных, от биохимического состава внутренней среды головного мозга. Полная биохимическая картина эмоциональных переживаний еще остается скрытой, но уже можно предположить, что мозг имеет свою специальную система – биохимический анализатор эмоций. С этих позиций концепция Дж. Пейпеца об особых функциях поясной извилины представляет новый научный интерес. Возможно, в поясной извилине находится корковый уровень эмоционального анализатора, и она является органом, в котором формируется субъективное осознанное эмоциональное переживание. Обратная связь поясной извилины с гипоталамусом (круг Пейпеца) - есть нервный путь, через который осуществляется влияние эмоциональных переживаний на поведенческое выражение эмоций. На уровне гипоталамуса эмоции программируются в виде вегетативных и моторных реакций (мимика, жесты, изменение сердцебиения, покраснения кожи, потоотделение и т.д.).

Значение эмоций. Эмоции играют очень важную роль в жизни животных и человека и выполняют следующие функции:

1) позволяют оценить внутреннюю потребность организма (хочу что-либо или, наоборот, не хочу);
2) оценка окружающей действительности (нравится – не нравится);
3) удовлетворение совершенными действиями (хорошо-плохо);
4) общение с особями своего вида или других видов животных посредством голосовых вибраций, жестов, мимики, позы, запаховых меток и др., т.е. коммуникации.

Эмоции тесно связаны с мотивациями, т.е. посылами, направленными на удовлетворение потребностей организма. Эмоции и общие ощущения

возникают в составе мотивации как отражение определенного состояния внутренней среды организма через возбуждение соответствующих рецепторов. Высокий уровень потребности формирует выраженное эмоциональное возбуждение, сопровождающееся сильным эмоциональным напряжением. Различают низшие (первичные, простые, биологические) и высшие (вторичные, сложные, социальные) мотивации (Ноздрачев А.Д., Баранникова И.А., Батуев А.С. и др., 1991). Примерами биологических мотиваций могут служить голод, жажда, страх, агрессия, половое влечение, забота о потомстве. Так, чувство (эмоции) голода вызывает пищевое поведение, связанное с активным поиском пищи; эмоции страха реализуются активным или пассивным оборонительным поведением (соответственно атака или бегство животного) и т.д. На основании потребностей формируется мотивация, которая формирует специфичное поведение животного и обязательно сопровождается эмоциями положительного или отрицательного знака.

П.К. Анохин (Иванов А.А., 2007) предложил биологическую теорию эмоций, в основу которой заложил следующие постулаты:

1) эмоции как субъективная оценка внутренних гомеостатических изменений характерны для животных на разных ступенях эволюции;
2) эмоции имеют сигнальную социально ориентированнную направленность; (коммуникативная функция – авт.)
3) эмоции – отображение воздействия на организм окружающей среды.

Наиболее объективным показателем переживаемой эмоции является рефлекторная реакция приближения-удаления. Рефлекторную реакцию избегания какого-либо раздражителя можно выработать не только у высших животных, например собак и крыс, но и у планарий (плоские черви) (Мурик С., 2006). Планарии легко приучаются избегать ударов

электрического тока. Если в какой-либо части экспериментальной камеры они подвергаются действию электричества, то все реже туда заходят. Кроме того, если включать электрический ток в момент, когда черви выползают на менее освещенные участки, то планарии начинают избегать и темноты. Объяснить данное поведение чисто механически невозможно, так как темнота не вызывает у планарий врожденных рефлекторных реакций избегания. Напротив, в обычных условиях планарии стремятся уйти от света. То, что черви предпочитают оставаться на свету, свидетельствует о появлении у них мотивации к подобному поведнию. Это возможно лишь в том случае, если темнота начинает вызывать у планарий эмоционально негативное состояние, такое же как и при ударах электрическим током. Экспериментальным путем выяснено, что планарии, так же как и гидры способны отличать съедобное от несъедобного.

Методика выработки условных рефлексов И.П. Павлова основана на том, что эмоционально нейтральный (индифферентный) раздражитель – свет лампочки, звонок – сочетается с положительным или отрицательным подкреплением, т.е. с раздражителем, вызывающим положительное или отрицательное эмоциональное переживание. После выработки условного рефлекса индифферентный раздражитель вызывает реакцию, которую до этого вызывали исключительно подкрепляющие стимулы (корм, болевое воздействие и др.). Причем если подкрепляющий раздражитель не вызывает положительного или отрицательного эмоционального переживания, то условный рефлекс не вырабатывается. К примеру, у сытой собаки не получится выработать условный рефлекс, так как подкрепляющий стимул – корм – не вызывает уже никаких эмоций. Таким образом, методика выработки условных рефлексов основана на том, что биологическая значимость подкрепляющих стимулов переносится на нейтральные стимулы, и эти нейтральные стимулы приобретают аналогичное биологическое значение. Если раньше негативные эмоции (боль и страх) возникали при электроболевом воздействии, сочетаемом со

вспышкой света, то теперь такое негативное состояние (страх) вызывают одни лишь вспышки света. Следовательно, животные, у которых можно выработать условные рефлексы, способны различать биологическую значимость раздражителей, т.е. обладают эмоциональностью.

В настоящее время экспериментально доказано, что условные рефлексы вырабатываются практически у всех организмов, имеющих нервную систему, включая кишечнополостных (гидра). Эмоциональное реагирование тесно связано со способностью различать биологическую значимость раздражителей и возникло на эволюционной лестнице организмов очень рано.

Коммуникативная функция эмоций характеризуется зоосоциальной направленностью. Эмоции сигнализируют другим животным о намерениях данного индивида, сопровождаются мимикой, позами тела, звуковыми сигналами, сосудистыми реакциями (изменение окраски тела и др.) и несут в себе жизненно важную информацию. Они могут указывать другим особям на половую принадлежность, возраст, силу, право собственности на определенный участок местности и т.д. Например, вожак стаи обезьян гамадрилов может на расстоянии беззвучно управлять всеми действиями стаи. Движением рта, мимикой, глазами и даже движением ушей он демонстрирует злобу, страх, ярость, любопытство, нерешительность, веселье, печаль и множество других оттенков эмоций. Стоит самцу собрать кожу на лбу, подняв брови, на его морде четко выделяются белые веки – сигнал угрозы или запрета. Вожаки враждующих стай, угрожая друг другу, начинают зевать, их тела напрягаются, взъерошиваются гривы, в судорожном зевке демонстрируются клыки, десны и красная пасть. «Зевательный» турнир длится до тех пор, пока более слабый не покинет территорию победителя (Курсков А.Н., 1988).

Н. Тинберген (1985), наблюдая за серым гусем выявил, что, хотя он нередко и кричит в гневе, в большинстве случаев выражает свои эмоции

при помощи разнообразных поз, которые отражены на рис. 26. Наблюдения за маленькими пресноводными рыбками из семейства цихлидовых показали, что они изменяют в разных состояниях не только положение плавников, но также окраску и цветовой узор. Взаимосвязь между особями в жизни цихлидовых рыб особенно необходима, т.к. они образуют длительные супружеские пары.



Серый гусь в спокойном



Поза тревоги



Угроза на расстоянии



Решительное наступление

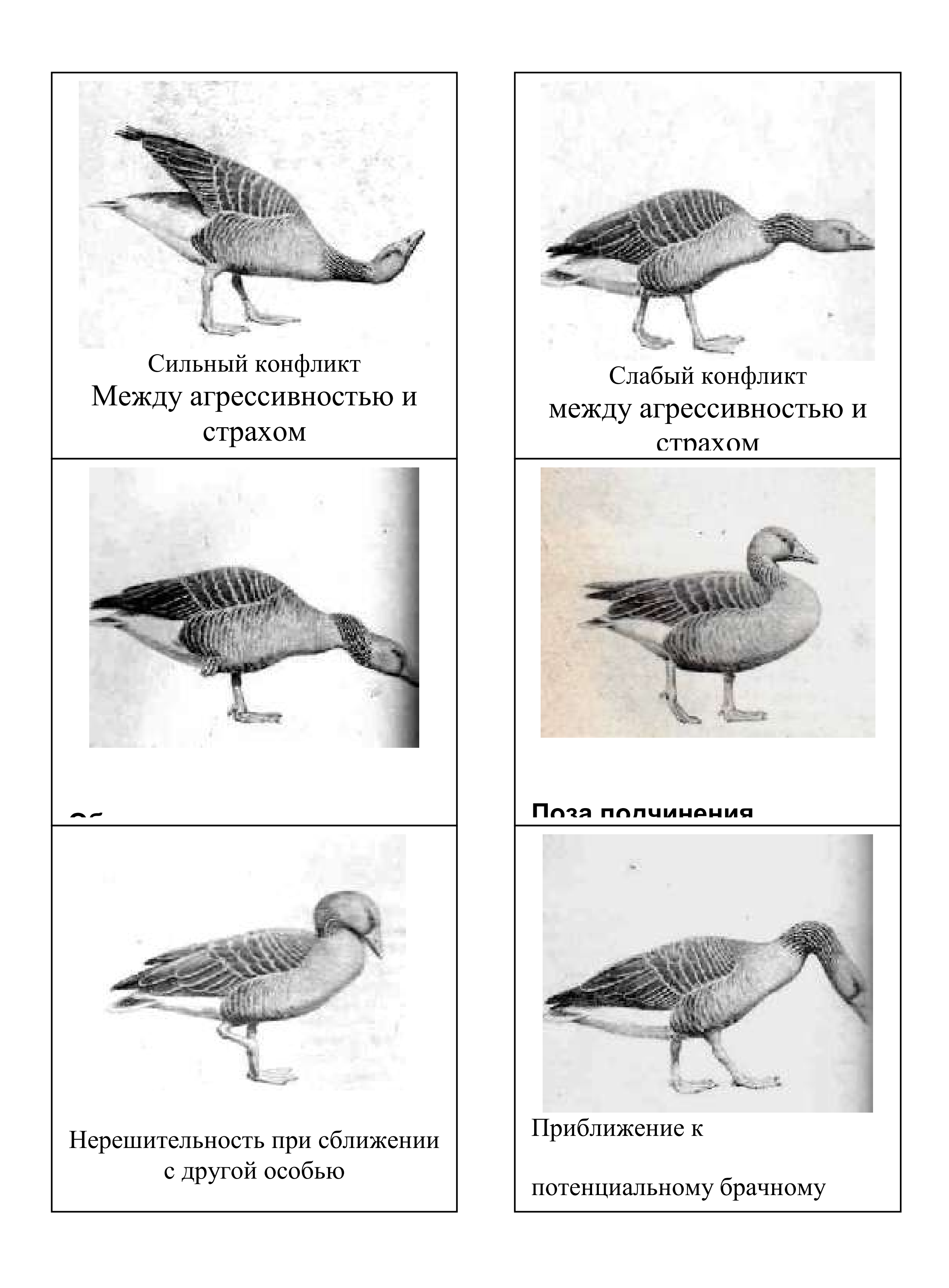


Рис. 26. Позы серого гуся и их комбинации (по данным Н. Тинбергена, 1985).

Как пишет А.А. Иванов (2007), рыбы для внешнего эмоционального проявления применяют вегето-соматические реакции за счет регуляции притока крови к коже и наличия в ней пигментных клеток. Цвет рыбы обусловлен наличием в дерме пигментных клеток – хроматофоров и

лейкофоров. В этих клетках обнаруживаются четыре типа пигментов: меланофоры содержат зерна черного пигмента, эритрофоры – красного, ксантофоры – желтого, лейкофоры (гуанофоры) – кристаллы гуанина. Если концентрация пигмента происходит в единую каплю, то пигментная клетка светлеет, если пигмент распространяется по всей площади клетки, то она окрашивается. Окраска кожи рыбы формируется как результат сочетания нескольких пигментов; так образуются узоры различного цвета, яркости и формы (полосы, пятна, кольца и др.). Большинство рыб водоемов средней полосы России окрашено скромно. Спинка у наших рыб пигментирована в темный цвет, что делает их незаметными с берега. Бока и брюшко имеют серебристую окраску, что позволяет рыбе слиться с бликующей на солнце поверхностью воды, этот световой эффект называют принципом «скрадывающей противотени». Рыбы тропических вод, как правило, окрашены ярко.

Изменение окраски рыб позволяет им мимикрировать (сливаться с окружающей средой, как, например, камбала) при появлении хищника или, наоборот, яркой окраской напугать врага, пищевого конкурента, а также имеет целью привлечь к себе полового партнера. Бойцовские рыбки (петушки) приобретают яркую окраску при виде соперника. Некоторые виды рыб при проявлении эмоций увеличивают размеры тела (рыба-еж) или принимают определенные позы, сигнализирующие об их намерениях – нападении или бегстве, доминировании или подчинении.

Наибольшей сложностью эмоционального проявления, бесспорно, обладают млекопитающие. Хорошо развитая мимика, обеспеченная лицевыми мышцами головы, позволяет изменять положение губ (оскал), ушных раковин, носа, вибрисс, изменяется разрез глаз, величина зрачка. Пауль Лейхаузен – крупнейший специалист в области поведения и психологии кошек (Меннинг О., 1982; Иванов А.А., 2007) – выделяет, как минимум, девять мимических выражений, соответствующих разным

эмоциональным состояниям кошек. Как отмечает Б. Фогл (1999), принятая поза, телодвижения и мимика кошки отражают всю гамму эмоций и ощущений, связанных с обработкой сенсорной информации, поступившей в головной мозг, и преследуют какую-то конкретную цель, преобладающую в данный момент времени. То, что кошка плотно прижала уши, еще ни о чем не говорит. Надо оценить ее в целом: обратить внимание на положение хвоста, на то, как она держит спину (прямой или выгнутой дугой), на состояние шерсти – не стоит ли дыбом, не дрожит ли – и т.д. Так, в конфликтной ситуации кошка может одновременно или по очереди испытывать чувство агрессии или страха. Например, широко раскрытые зрачки означают страх или испуг, но если кошка при этом размахивает передней лапой и шипит, пытаясь ударить ею, то это уже будет агрессивное поведение. Благодаря тому, что кошка может испытывать противоречивые чувства, у нее сложился богатый репертуар их проявления. На рис. 27 представлено три вида выражения морды кошки при разных ее эмоциональных состояниях (по Б. Фоглу).



Рис. 22. Мимическое выражение эмоционального состояния кошки.

Передача *звуковой информации* животными также весьма разнообразна, она эмоционально окрашена и вызывает соответствующую поведенческую реакцию других особей как своего, так и других видов. Большое количество разнообразных звуков издают птицы. Птичьи трели, песни имеют около 400 оттенков; они могут предупреждать о приближении хищника, являются средством общения в стае, помогают образовать пару в брачный период и т.д. Оказалось, что птицы одного вида, живущие в разных частях планеты, не имеют общего языка, и их можно разделить на отдельные «языковые группы». Так, вороны, обитающие в США, совершенно «не понимают» французских ворон. Исследованиями также выявлено, что певчие птицы правильно поют лишь в том случае, если имели возможность слышать песню особей своего вида. Если птенец будет воспитываться в неволе и не услышит пения старых опытных «солистов» своего вида на протяжении трех недель, когда формируется песня, то он уже никогда не запоет правильно, у него будет неразборчивое щебетание.

Известный ученый-этолог Н. Тинберген описал эксперимент со снегирем. Молодого самца снегиря выкормила самка канарейки. Воспитываясь в окружении птиц другого вида, снегирь настолько точно воспринял их песню, что его пение ничем не отличалось от пения канареек. Позже этот самец с самкой своего вида вырастили выводок молодых снегирей, среди которых было два самца, прекрасно перенявших от отца канареечную песню. Одного из них увезли в другое место, где к нему подсадили самку его же вида. Через два года одного из потомков этой пары - самца, вернули ученому. Он очень удивился, услышав, как внук первого снегиря в совершенстве имитировал песню кенара, которой его дед научился четыре года назад.

Людям давно известна способность попугаев подражать пению других птиц, имитировать голос, интонацию и слова человека. Хорошо перенимают чужие звуки и слова ворон, сорока, скворец; они могут

кукарекнуть петухом, залаять по-собачьи, научиться говорить целые фразы.

А.Н. Курсков (1988) отмечает, что звуковая сигнализация у зверей также совершенна и специфична. Например, гамадрилы издают 40 различных звуков, лисицы – 36, дельфины – 32. Высоко задрав хобот, трубят слоны, ревут тигры, рычат львы, воют волки, ежи ворчат, кашляют и фыркают и т.п. Немецкий зоолог Хайнц Майнхард, изучая диких кабанов, выделил у взрослых особей 10 основных звуковых сигналов: узнавания, голода, боли, борьбы, поиска, страха, предостережения, тревоги, защиты и ухаживания. Некоторые сугубо индивидуальны для каждого зверя, но ряд сигналов (предостережения, тревоги, страха или боли) носит общий характер, заставляя все стадо животных спасаться бегством. Оказалось также, что самка кабана хорошо отличает голоса своих детенышей. Такое свойство матерей характерно для млекопитающих многих видов.

При изучении морских глубин было установлено, что большинство рыб (из 20 тысяч видов, известных науке), а также все млекопитающие, ведущие водный образ жизни, и даже многие беспозвоночные способны издавать звуки и шумы в широком диапазоне – от низких, доступных человеческому уху, до инфразвуковых, улавливаемых специальными приборами. В звуках, издаваемых рыбами, можно различить скрип пилы, скрежет напильника, рычание, вздохи, щелканье. Рыбы шумят громко и тихо, мелодично и нестройно, дружно и вразнобой. Самые сильные звуки рыбы издают при помощи плавательного пузыря, в стенках которого имеется специальная мускулатура. Среди этих рыб морская ласточка, морской петух, хек, многие тресковые рыбы, бычки и др. Звуковоспроизводящим аппаратом обладают морские раки-лангусты, они издают звуки, напоминающие попискивание мышонка. У некоторых ракообразных звуки издают только самцы, у других имеется сигнальное общение помимо пола. Кривой рак матута в Индийском океане трется

клешней о край панциря, издавая звук, похожий на голос сверчка, а рак-пустынник, который водится на Каролинских островах, при раздражении издает резкий грачиный крик, переходящий в мычание.

Большой научный интерес представляет явление эхолокации. Животные-эхолокаторы издают волновые колебания, которые, встречая на своем пути камни, скалы, деревья и другие преграды, отражаются от них и возвращаются обратно. Животное воспринимает эхо как информацию и создает образ. Средой локации может служить воздух или вода, а средствами – волны: водные, звуковые, ультразвуковые и электромагнитные (Йовчев Н, Старчев К, 1978).

Для осуществления эхолокации животные имеют орган, воспроизводящий волны, и орган, воспринимающий эхо. У рыб для этого служат боковые линии, заполненные маленькими сетевидными рецепторами. Рецепторы воспринимают отражение от обыкновенной водной волны, и это помогает рыбам не ударяться об острые подводные камни при плавании, особенно когда вода мутная. Другие животные используют ультразвуковые волны, производимые ими самими с помощью специальных органов, которые находятся у губ. Типичные ультразвуковые эхолокаторы – летучие мыши, дельфины, касатки, киты. Так, летучая мышь может обнаружить проволочку диаметром 0,18 мм на расстоянии 90 см, хотя сама едва достигает 10 г. Она обнаруживает проволочку даже тогда, когда ее диаметр намного меньше длины посылаемых ультразвуковых волн.

Наличие эхолокации у летучих мышей было обнаружено на 150 лет раньше, чем у дельфинов. Первые сведения о поведении летучих мышей получил итальянский ученый Спаланцани, который заинтересовался причинами и возможностью передвижения различных животных в темноте. Он доказал, что нарушение чувствительных органов летучих мышей, за исключением органа слуха не имеет значения для их полета. Он изобрел тонкие миниатюрные трубочки, вставил их в ушные раковины

мышей и отметил, что с ними они летают нормально, но как только трубочки заполнят воском, животные теряют всякую ориентацию.

Когда летучая мышь летит прямо навстречу препятствию, она издает 5-10 «тиканий» высоких тонов в секунду, которые могут быть слышны только при полной тишине и сосредоточенном внимании. Издаваемые летучими мышами звуки бывают двух видов: с постоянной частотой и модульные. Летучие мыши – эволюционирующая группа животных. Их эволюция направлена на усовершенствование полета и эхолокации, обеспечивающих им благоприятные условия питания.

Еще интереснее и сложнее эхолокационные способности дельфинов и близких к ним касаток и китов-кашалотов. Дельфины приспособились к водной среде около 50 миллионов лет тому назад. Время появления дельфинов и сегодняшних человекообразных обезьян почти совпадает. Современные формы дельфинов и китов существуют почти 25 миллионов лет. Ранние китообразные имели маленький мозг. Приспособленные к жизни в воде эти животные имеют удлиненный дыхательный канал с клапаном для вдоха и выдоха. Главный звуковой орган у дельфинов — дыхательное отверстие с мускулами и мешковидными разветвлениями. При звуковых сигналах вода вибрирует, и клапан закрывается. Дыхало широкое, позволяющее за полсекунды вобрать от 10 до 12 л воздуха. Некоторые авторы высказывают мнение, что бронхи и альвеолы этих животных выполняют акустические функции. Водный режим наложил на их легкие особенности, которые имеют анатомический и видовой характер. Детеныши, например, рождаются у дельфинов не головой вперед, а хвостом. В это время самка издает особый свист, который привлекает другую самку, и та приходит на помощь первой, помогая ей вытолкнуть малыша на поверхность, а ему — сделать первый вдох. Первые две недели обе самки находятся около малыша. Когда мать добывает пищу, помощница остается с детенышем.

Дельфины очень любят играть около кораблей. Волны, создаваемые кораблем, облегчают им плавание. Они скользят по ним, как дети, катающиеся на санках, или как велосипедист, которому легче ехать за мотоциклом. Дельфинов привлекает также и шум корабля.

Дельфины — смышленые, дружески настроенные к человеку животные. Они хорошо поддаются дрессировке, быстро реагируют на команды, свист, жесты. Три важнейшие особенности имеют эти животные: большой мозг, известную «интеллигентность» и склонность дружить с человеком. Отсюда возникло и три основных направления в их изучении: эхолокация, сравнение их мозга с мозгом других животных, опыты по общению дельфинов с человеком.

Дельфины относятся к отряду китообразных. Их насчитывается 50 видов — морских и пресноводных. Пресноводные встречаются в Амазонке, Ганге и в других реках. Много опытов проводится с длиннокрылыми дельфинами-афалинами, распространенными во всех морях и океанах, кроме вод Арктики и Антарктиды. Афалины, обитающие в Черном море, - самые крупные дельфины: длина достигает 310 см при весе до 120 кг. В Черном море встречаются и дельфины-белобочки, которые меньше афалин: длина до 200 см, средний вес 53 кг. В 1947 г. надзиратель Мерилендского дельфинария первым обратил внимание на способность этих животных к локации ночью, в темной воде. В 50-е годы XX в. жизнью дельфинов и прежде всего их эхолокацией заинтересовались многие ученые.

При полной темноте дельфин может распознавать мельчайшие предметы, находящиеся на значительном от него расстоянии. Тайно положенный кусочек пищи в одном из углов бассейна дельфины находят сразу. Плывя по поверхности воды, они издают полуквакающий, полусвистящий звук, а под водой — много других звуков, которые, в частности, используются и для общения с себе подобными. А. Г. Томилин пишет, что вынутый из воды на палубу обыкновенный черноморский дельфин издает звуки, напоминающие гудение в детскую дудку, кряканье утки,

мяуканье кошки, кваканье лягушки и другие, продолжительностью до двух секунд.

Характерный сигнал дельфина-афалины содержит серию быстрых скрипящих звуков; повторяемость сигналов - от 5 до 10 в секунду. Самый короткий звук этих дельфинов имеет продолжительность около 0,001 с. Если эти звуки воспроизвести, они будут подобны щелканью трости слепого по тротуару. Это щелканье звучит примерно треть секунды. Оно начинается с самой низкой ноты (как обратный модульный сигнал у насекомоядных летучих мышей) и постепенно достигает высокой частоты, до 170 000 герц, т. е. в 8 раз выше тона, который может воспринять человеческое ухо. Интервал между передаваемыми дельфином сигналами и приемом эха указывает на расстояние до объекта. Предполагается, что нюансы эха раскрывают не только расстояние до лоцируемого предмета, но и его форму, объем и другие характеристики.

Встречая своих друзей, дельфины издают свистящие сигналы в диапазоне звуков, почти уловимых человеком, которые длятся от половины до трех секунд. Если объединить скрип и щелканье в сигналы одного порядка, то скрип и свист будут сигналами другого порядка: первые более короткие, вторые достаточно продолжительные. Многие ученые разделяют щелканье и свист дельфинов. Если сигналы, напоминающие щелканье, имеют чисто локационный смысл и могут быть переданы одновременно или серией с большой скоростью, то свист выражает эмоциональное состояние и часто принимает характер разговора. Малыш и мать, когда находятся отдельно друг от друга, издают свист и вскоре встречаются. Дельфины могут и чередовать щелканье со свистом.

Доктор Кеннед Норис (Йовчев Н., Старчев К., 1978) рассказывал об опытах с дельфином-афалиной по прозвищу Алиса в университете Лос-Анжелеса (Калифорния), где был преподавателем зоологии. Он и доктор Рональд Тернер научили Алису различать два стальных шарика. При выборе большого шарика она получала рыбу. Завязав Алисе глаза, они

постепенно стали увеличивать размеры маленького шарика. В последнем опыте использовались шарики диаметрами 6,35 и 5,71 см. Человек едва мог уловить разницу между ними. Дельфин же делал с завязанными глазами довольно правильный выбор. При разнице в диаметрах шариков до 2,5 см он не допустил ни одной ошибки при ста повторениях опыта. В конце Норис сообщает, что дельфины могут различить и два совсем одинаковых по размерам шарика, но один из олова, другой из пластмассы.

Знание языка диких зверей и птиц имеет практическое значение. С помощью звукозаписи и мощных громкоговорителей, имитирующих сигналы тревоги у птиц, распугивают на кукурузных полях стаи грачей, на виноградниках – скворцов. Чтобы избежать столкновения самолета с птицами, их отпугивают, проигрывая магнитофонную запись крика хищников или самих птиц, выражающих тревогу. Для борьбы с гусеницами кукурузного мотылька биоакустики применяют ультразвук. Колебания частотой 50 килогерц напоминают звуки, издаваемые летучими мышами. Услышав эти звуки, гусеницы оставляют поле.

Известно, что животные могут предупреждать о грозящей опасности своих сородичей с помощью *запаха*. Язык запахов служит для выполнения трех важных задач – питания, размножения и расселения. Химические сигналы – запахи – хорошо воспринимаются в любое время суток, вблизи и на разных расстояниях, долго сохраняются. Запах является «визитной карточкой» животного: он несет информацию о принадлежности к определенному виду, полу, определяет его индивидуальные и семейные связи. По обонятельным сигналам многие млекопитающие могут отличить знакомого от незнакомого, родственника от чужака; мать и ее детеныши тоже узнают друг друга по характерному запаху. Существует специфичный групповой запах и одновременно индивидуальный, присущий только определенным, знакомым «в лицо» особям, что

позволяет животным отыскивать своих сородичей и не путать их с чужими.

Специфичные пахучие вещества – феромоны – вырабатываются у животных, насекомых. У млекопитающих железы, выделяющие пахучие секреты, могут располагаться в уголках рта, около галз, на щеках, груди, спине, хвосте, в анальной и брюшной областях, на подошвах лап и т.д. Например, у слонов височные железы располагаются впереди уха и выделяют темный сильно пахнущий секрет, который выделяется в большом количестве в брачный период. Известно, что представители семейства куньих (норка, барсук, скунс и др.) имеют перианальные железы, выделяющие резкий с сильным запахом секрет, особенно при испуге животного, что обращает агрессора в бегство. У насекомых органы, вырабатывающие феромоны, расположены на разных участках брюшка, и выделение пахучих веществ зависит от физиологического состояния особи; у большинства насекомых половые феромоны продуцируют самки, у некоторых видов – самцы.

С первых дней жизни детеныши способны воспринимать запахи. У большинства зверей они рождаются слепыми, с закрытыми ушными раковинами, и связь с родителями у них происходит за счет обоняния и тактильных контактов (прикосновения). Запах, запечатленный в раннем возрасте, не забывается животными в течение всей жизни. Групповой запах снижает агрессивность среди членов семьи или группы, дает возможность мгновенно опознать чужого.

Волки, лисицы, собаки метят территорию запахом своей мочи. Обнюхивая метки, оставленные другими особями, хищники получают необходимую им информацию. Интересно метят свои тропы бегемоты. Во время дефекации бегемот машет хвостом из стороны в сторону, разбрызгивая свой помет на довольно большой площади, чтобы он попал на

окружающую растительность на высоте ноздрей бегемота. К пахучим меткам других видов животных бегемоты равнодушны.

Важную роль играют запахи у таких общественных насекомых, как муравьи, пчелы, шмели, некоторые виды ос, термиты. Например, пчелы выделяют целый комплекс феромонов, которые продуцируются Насоновой железой. Так пчелиная матка привлекает трутней специфическим запахом, выделяемым этой железой, на расстоянии нескольких сот метров. Феромон способствует регулированию поведения пчел при роении (когда они образуют роевую гроздь и прививаются на новом месте). Используется он и как следовой указатель – рабочие пчелы делают запаховые метки на пути к богатому источнику пищи. Если пчелиная семья подверглась нападению врагов, выделяются феромоны отпугивания и тревоги, и любое чужое насекомое, пытающееся проникнуть в улей, уничтожается. Когда пчела жалит, вместе с ядом выделяется и феромон, на который реагируют другие пчелы семьи. Пчелиное жало остается в месте «укуса» и в течение десяти минут является источником феромона тревоги. Пчелы нападают на жертву – животное или человека, - потревожившую улей, стараясь ужалить ее как можно ближе к источнику запаха. Иначе ведут себя осы: прежде чем напасть на врага, они опрыскивают его капельками яда, к которому примешан феромон тревоги. Агрессивные соплеменницы набрасываются на жертву, беспощадно жаля ее.

Животным присущ язык света – *биолюминесценция*. С помощью световых сигналов также происходит обмен информацией между особями о питании, размножении, спасении от врагов. Научно установлено, что живые ткани как растительные, так и животные, содержат особое вещество люциферин, при окислении которого выделяется энергия в виде света. Если в организме присутствует и особый фермент люцифераза, то окисление люциферина идет быстрее, а освобожденная энергия превращается в холодный голубоватый свет. У жуков-светляков,

насчитывающих около двух тысяч видов, на конце брюшка есть фотогенные клетки, а под ними располагается слой клеток-отражателей света. В первых происходит окисление люциферина с участием люциферазы, а вторые усиливают и отражают глубоватый свет. Поэтому мы видим мерцание огоньков светлячков. Природа подарила живые огоньки не только светлякам, но и многим другим организмам. Особенно много светящихся представителей среди обитателей морей и океанов. Светятся простейшие, медузы, коралловые полипы, некоторые водные насекомые, глубоководные рыбы.

Открыт еще один своеобразный язык рыб, словами которого являются электрические сигналы. Около 300 видов рыб (из 20 тысяч существующих) способны генерировать и использовать электрические поля. Ученые различают электрические сигналы опознавания пищевых объектов и препятствий (локация), защиты и нападения, межполовы и стайные.

Многие рыбы могут сами не только производить электрические разряды (скат, электрический угорь и др.), но и создавать вокруг своего тела электромагнитные поля. Они очень тонко реагируют на электрические токи, что позволяет осуществлять синхронные движения стайных рыб. Считается, что длительные миграции рыб основаны на их свойстве чувствовать магнитные поля Земли. Морская вода – прекрасный проводник, электрические волны и токи распространяются в ней, не затухая, на расстояние тысячи километров. В процессе эволюции у рыб выработался механизм генерации и регистрации электрических сигналов.

Примером живого радара является рыба мормириус, или рыба-слон, как ее назвали аборигены из-за удлиненной как хобот передней части головы, обитающая в реке Нил и других водоемах Центральной Африки. Эта рыба, по данным Н. Йовчева и К. Старчева (1978), никогда не попадает в сети и издалека чувствует приближение человека. Рыба-слон предпочитает зарываться в ил, и так как при этом она ничего не видит вокруг, природа

снабдила ее радиолокатором. В хвосте рыбы имеется электрический орган, который воспроизводит электрический ток в несколько вольт. Электромагнитные волны, посылаемые мормириусом, отражаются от окружающих предметов и улавливаются приемником, который находится в основании спинного плавника. Естественным врагам не удается застать эту рыбу врасплох.

Радиолокаторами снабжены и другие рыбы, например, североамериканский пресноводный гимнархус и гимнотида, живущая в густых подводных зарослях. Если гимнотиду поместить между электродами, соединенными с осциллографом, можно обнаружить излучаемые ею импульсы и записать их.

Влияние эмоциональных состояний на обучение и память. Как мы уже отмечали, мотивации и эмоции тесно взаимосвязаны и влияют на обучение, которое, естественно, связано с памятью. Наиболее доступное определение мотивации, на наш взгляд, принадлежит Б.И. Котляру (и здесь мы согласны с А.А. Ивановым, 2007).

Мотивация – это эмоционально окрашенная потребность, формирующая поведение животного, направленное на удовлетворение этой потребности. Как утверждает В. Фишель (1973) на основании многочисленных опытов, всякое ощущение вызывает у высших животных эмоции, которые могут быть положительными или отрицательными, сильными и слабыми. Заяц, охотно поедающий молодой клевер, чувствует его вкус. Люди, как известно, различают четыре вкусовых качества: сладкое, соленое, горькое, кислое (сравнительно недавно ученые выделили еще и вкус воды). Сливаясь, они рождают новое ощущение, как, например при поедании фруктов. Когда мы что-либо нюхаем или пробуем на вкус, то возбуждаем определенные чувствительные клетки в носовой полости или на языке. Это возбуждение поступает в мозг в виде нервных импульсов. Таким образом, в мозг поступает информация в виде комплекса ощущений, что дает

целостное восприятие предмета, и научным языком называется *перцепцией*.

Восприятие немедленно порождает эмоции. Для правильной оценки поведения животных нужно помнить о разнице между восприятием и ощущением. У человека то и другое моментально сливается в единое целое, отдельные части которого очень трудно различить. Мы одновременно воспринимаем и вкус и приятное ощущение, даже удовольствие, когда едим, например, клубнику со взбитыми сливками. Перцепция и эмоция различаются с трудом, но, тем не менее их нужно рассматривать отдельно. Разумеется, у высших животных образуются многочисленные нервные связи в головном мозге между восприятием и позитивными или негативными эмоциями, которые и определяют поведение в том или ином случае. В процессе приобретения жизненного опыта животным, возникают ассоциации между ощущением и эмоцией. Примером может стать опыт с ежом, описанный В. Фишелем (1973).

Для опыта взяли широкую доску с двумя квадратными отверстиями, которые закрывались легко отодвигающимися дверками. Одна дверца выкрашена в серый цвет, а другая в желтый. Сначала обе дверцы оставляли на минуту приоткрытыми, и еж, просовывая нос в узкую щель между краем дверцы и доской, мог доставать пищу. После того как еж научился отодвигать кончиком носа прикрытую дверцу, начались настоящие опыты. Корм стали класть только за серой дверцей. Если еж пытался открыть желтую дверцу, то каждый раз получал легкий удар по носу. В ответ на это он вообще прекратил попытки открыть желтую дверцу, переключив все внимание на серую «разрешенную» дверцу. Желтый цвет, по-видимому, стал ему неприятен. Когда позднее серая дверца была заменена красной, синей, а затем и белой, еж каждый раз именно ее отодвигал в сторону, по-прежнему избегая желтой. Все участвовавшие в опыте ежи не научились ничему, кроме одного: избегать желтого цвета, при соприкосновении с

которым они регулярно сталкивались с чем-то неприятным. Это можно рассматривать как ассоциацию между ощущением и эмоцией.

Считается, что запоминание и длительность сохранения информации в виде памятного следа пропорциональны эмоциональному напряжению индивида. Исследования, проведенные на людях (Ноздрачев А.Д., Баранникова И.А., Батуев А.С. и др., 1991), показали, что низкий и высокий уровни эмоционального напряжения отрицательно сказываются на обучении и процессах памяти. Наиболее благоприятным для них оказался умеренный уровень, соответствующий умеренной активации ЦНС. Эмоциональная окраска присуща любой деятельности как людей, так и животных. Состояния общего комфорта и дискомфорта, отражающие баланс между уровнем активации положительных и отрицательных эмоциогенных систем головного мозга, являются основой для организации целостных поведенческих актов.

В обучении животных важную роль играет стимуляция или подкрепление так называемых «зон награды» (нервные центры удовольствия) или «зон наказания» головного мозга, которые находятся в тесном соседстве с мотивациогенными структурами головного мозга. Таким образом, реальным подкреплением для выработки условного рефлекса – обучения – является награда. Наградой голодному животному является пища. Болевое раздражение не является наградой, наградой в данном случае является освобождение от боли, ее избегание. Получение награды ассоциируется с положительными эмоциями, а механизм, генерирующий положительную эмоцию, обеспечивает выработку условного рефлекса, т.е. позволяет животное научить чему-то в процессе воспитания или дрессировки.

Влияние эмоций на физиологическое состояние организма. При взаимодействии человека и животных с окружающей средой возникают ситуации, характеризующиеся конфликтом между потребностями и возможностями их удовлетворения. В результате формируется

эмоциональное напряжение, или эмоциональный стресс, который мобилизует защитные силы организма для преодоления конфликта. Невозможность его разрешения приводит к застойному эмоциональному возбуждению, которое может проявиться в различных соматических заболеваниях.

Эмоциональный стресс может привести к развитию ишемической болезни сердца, гипертензии, язвообразованию, дисфункции эндокринной системы. При этом наблюдаются глубокие изменения баланса нейромедиаторов и нейропептидов в ЦНС. Так, у вожака стада обезьян, изолированного, но имеющего возможность наблюдать последующие иерархические изменения во взаимоотношениях ранее подчинявшихся ему животных, развивается гипертензия, а в некоторых случаях и инфаркт миокарда.

И.П. Павловым было введено понятие экспериментальные неврозы – функциональные нарушения (срыв) высшей нервной деятельности в результате перенапряжения основных нервных процессов. Массовое проявление невротических реакций у собак, находившихся в виварии, затопленном во время ленинградского наводнения 1924 года, позволило И.П. Павлову сделать ряд важных обобщающих выводов о закономерностях развития патологии высшей нервной деятельности. Он выявил зависимость невротического состояния от типа ВНД. Неврозы легче возникают у животных слабого и сильного неуравновешенного типа ВНД. Анализируя происхождение истерии, И.П. Павлов рассматривал ее как следствие слабости нервной системы. Изучение патологии высшей нервной деятельности в дальнейшем подтвердило роль обратной связи от соматических и висцеральных систем в поддержании отрицательного эмоционального состояния.

А.А. Иванов отмечает, что в животноводстве борьба с отрицательными эмоциями продуктивных животных имеет как биологическое, так и экономическое значение. В условиях неволи животные

ощущают на себе множество факторов, провоцирующих развитие отрицательных эмоций (ограничение свободы, скученность, контакт с человеком, ветеринарные мероприятия). К сожалению, они не имеют возможностей для естественной разрядки эмоционального состояния, т. е. перевода отрицательных эмоций в эмоции положительные. В искусственных условиях только человек может снять отрицательное эмоциональное напряжение животных. Для этого в арсенале животноводов имеется немало средств и способов. Так, при транспортировке животных можно применять антидепрессанты, миорелаксанты и другие ветеринарные препараты. Установлено противострессовое действие ряда олигопептидов: бета-эндорфина, пролактина, полипептида Р. Они имеют хорошие перспективы применения при транспортировке животных, формировании новых групп и стад, при переводе животных на новые рационы и системы содержания.

Помимо этого, мощным средством профилактики и разрешения эмоционального перенапряжения является дозированная мышечная активность. Практика содержания домашних животных свидетельствует, что гипокинезия снижает эмоциональную устойчивость животных. Установлено, что даже если поведенческая реакция и не разрешает создавшую отрицательную эмоцию ситуацию, то все равно выполненные мышечные сокращения сами по себе снижают эмоциональную напряженность. Мышечная активность оказывает положительное влияние на субстрат эмоций и опосредованно. При умеренной и регулярной мышечной нагрузке улучшается кровоснабжение висцеральных органов, что, в конечном счете, приводит к улучшению трофических процессов в нервной ткани.

На практике находит применение и такой профилактический прием снижения эмоционального напряжения, как смена рода деятельности. Владельцам собак служебных пород известно, что если собака не может снять эмоциональную напряженность, например, избыточно злобно реагирует на все после травли, то переключение животного на иной род занятий

приводит собаку в норму. Такого результата добиваются, прибегая к купанию собаки в пруду, вовлекая животное в различные игры, используя бег трусцой.

Точно так же спортивные лошади после соревнований (скачки, бега, конкур, стиплчез) долгое время могут оставаться в состоянии эмоционального перевозбуждения. Переключение таких животных на другие занятия (купание, массаж, чистка, легкий бег в нейтральной обстановке) снижают эмоциональное напряжение животных.

Профилактическое значение имеет и чередование отрицательных и положительных эмоций умеренной силы. Животные, постоянно испытывающие дозированные положительные и отрицательные эмоции и находящие решение проблемных ситуаций за счет поведенческих актов, обладают большей эмоциональной и стрессовой устойчивостью. Воспитание эмоций также является средством профилактики эмоциональной неадекватности и гиперчувствительности, особенно у собак. Собаки проблемных пород (кавказская овчарка, бультерьер, питбультерьер и др.) не должны попадать к случайным неподготовленным владельцам. Для управления такими животными требуется серьезная кинологическая подготовка и опыт работы с другими, более контактными и эмоционально уравновешенными собаками.

В данной главе мы кратко рассмотрели приобретенные формы поведения – обучение и мышление. Несколько подробнее остановились на памяти и, особенно на характеристике эмоций. Подводя итог, хочется предложить рис. 27 – схему, рассматривающую эмоции, как основу поведенческих реакций животных.



Рис. 27. Эмоции как основа поведенческих реакций животных.

Вопросы для самоконтроля:

1. Какие факторы определяют процесс обучения животных?
2. В чем отличие импринтинга (запечатления) и подражания (имитации) как врожденных реакций животных?
3. В каких формах проявляется мышление у животных?

4. Какие последовательные этапы различают в рассудочной деятельности у животных.
5. Что такое аналитическая функция мозга?
6. Что такое синтетическая функция мозга?
7. Какова роль синтеза в разрешении ситуации?
8. Какова роль эмоций в рассудочном акте животных?
9. Приведите классификацию форм обучения животных в лабораторных условиях и в естественной среде их обитания.
10. Что представляет собой метод «проблемных ящиков», предложенный Э. Торндайком?
11. Как выглядит камера Скиннера, для чего её используют?
12. Опишите метод выработки дифференцировочных условных рефлексов.
13. Что понимают под термином «когнитивные процессы»?
14. Сколько методов изучения когнитивных процессов Вы знаете? Опишите их.
15. Каким образом животные ориентируются в пространстве? Можно ли эти способности использовать в обучении животных?
16. В чем заключается метод обучения «выбор по образцу»?
17. Какие опыты используют для исследования элементарного мышления животных?
18. Какие формы памяти различают у животных?
19. Каковы физиологические и биохимические предпосылки долговременной памяти?
20. Что такое энграммы?
21. Какова роль энграмм в формировании кратковременной и долговременной памяти?
22. Какие структуры головного мозга ответственны за процессы воспоминания и забывания?
23. Каков биологический смысл эмоций?
24. Какова анатомическая и физиологическая природа эмоций?

25. Какова роль желез внутренней секреции в проявлении эмоций у животных?
26. Какие функции в жизни животных выполняют эмоции?
27. Что такое мотивация, ее связь с эмоциями?
28. В чем заключается коммуникативная роль эмоций?
29. Какие формы и способы передачи информации существуют в животном мире?
30. Что такое перцепция, ее связь с эмоциями?
31. Каковы физиологические основы методов обучения животных?
32. Какое влияние на организм животного оказывает чередование положительных и отрицательных эмоций?

6. Сообщества животных

Жизнь животных в сообществах помогает им выстоять в условиях жесткой территориальной и кормовой конкуренции. В процессе совместного существования формируются групповые отношения, или групповое поведение, которое можно также назвать социальным. Животные в сообществе не только держатся вместе, они социально организованы, т.е. занимают определенное место в его структуре, зачастую выполняют определенные функции. Примером может служить четкое разделение труда у общественных насекомых. Так, в пчелином улье есть пчеломатка, рабочие пчелы и трутни, которые выполняют соответствующие функции.

В целом, сообществом называют такой тип взаимоотношений животных, при котором особи образуют стабильные группировки, занимающие и защищающие определенную территорию. Они поддерживают постоянный обмен информацией, находятся в некоторых относительно постоянных отношениях и скрещиваются преимущественно друг с другом. Сообщество представляет собой более мелкую группу особей данного вида, чем популяция, поэтому его иногда называют микропопуляцией.

Начало изучению общественной жизни животных положили работы К. Лоренца «Об общественном поведении галок» (1928) и «Компаньон в мире птиц» (1935). Школа, созданная К. Лоренцом, занялась сравнительным изучением общественных отношений у животных разных видов. В школе Н. Тинбергена общественные отношения рассматривались с точки зрения эволюционного учения (Бабский Е.Б. и др., 1975).

Н. Тинберген (1985) выделил три основных способа создания сообществ. Первый – когда несколько животных сходятся вместе, например, самец и самка одного вида, т.е. семейная пара. Второй тип образования сообществ основан на процессах дифференциации, например, в случае образования «государств» у шмелей или общественных ос, где все население представляет собой потомство от одной единственной самки – «королевы».

Третий тип сообществ формируется путем «социотомии» - процесса разделения одного сообщества на два новых, примерно равных по величине, например у пчел и термитов.

А.А. Иванов (2007) предлагает деление сообществ животных на два типа – малочисленные и многочисленные, более подробная классификация которых представлена на рис. 28.

Сообщества животных

Малочисленные ассоциации	**Многочисленные сообщества**
1. ***брачный союз*** – включает от 2 до 10-12 животных; 2. ***дружеские союзы*** – включают 2-5 особей молодых самцов-однопометников гепардов, львов, волков, обезьян, уток и др.; 3. ***семейные ассоциации*** - до 10-12 особей обезьян, сурков, ворон, гусей и др.	1. ***анонимная стая*** – большое скопление особей на постоянной или временной основе (комары, анчоусы, лемминги, перелетная стая скворцов); 2. ***стадо*** – сообщество животных одного вида, объединенных единым жизненным пространством, кормовым угодьем или нерестилищем у рыб; 3. ***группа родственных разнополых и разновозрастных особей*** (пчелиные семьи, прайды львов, семьи слонов, стаи гиен и др.).

Рис. 28. Типы сообществ животных (по А.А. Иванову, 2007).

Между размером ассоциации животных и условиями ее обитания существует закономерная связь. Установлено, что на открытых пространствах птицы и млекопитающие (хищники, копытные, приматы, грызуны) образуют более многочисленные группы по сравнению с популяциями тех же видов, обитающих в лесах (Меннинг О., 1982). На открытых пространствах животные держатся рассредоточенно, т.к. они

находятся в поле зрения и легко осуществляют коммуникацию друг с другом. В лесу из-за наличия физических препятствий (деревья, кусты и др.) большим группам животных трудно держаться вместе, поэтому лесные группы включают меньшее количество особей. В ряде случаев в лесу животные вообще отказываются от группового образа жизни и переходят на одиночное существование.

Эколого-географическая привязка численного состава группы животных хорошо прослеживается на многих видах в самых различных географических зонах (Иванов А.А., 2007). Эту особенность демонстрируют благородные олени в Шотландии, североамериканские лоси, бегемоты и слоны в Африке. Даже размер прайда льва связан с местом обитания. В густом кустарнике численность львиной семьи невелика и составляет 6-8 особей. В открытых африканских саваннах численность прайда достигает трех десятков голов. Американский бизон в открытых прериях объединяется в стада, насчитывающие сотни и даже тысячи голов, но в лесной и лесостепной зоне ассоциации этих животных немногочисленны и включают несколько индивидов.

Деление животных на одиночных и общественных в значительной степени условно. Одиночными называют таких животных, которые живут в одиночестве на протяжении всей своей жизни и лишь на короткое время вступают в общение с особью другого пола, чтобы оставить потомство. Ярким примером строго одиночного вида является обыкновенная белка. И самцы, и самки этого вида на протяжении всего года живут самостоятельно, Лишь в начале сезона размножения самец вторгается на территорию самки, которая сначала встречает его враждебно. После спаривания пара проводит вместе несколько дней, а затем самец снова покидает участок обитания самки. Самка выращивает детенышей, которые, достигнув полной самостоятельности, покидают участок своей матери и расселяются в лесу. Каждая молодая белка теперь занимает собственный участок и остается на нем до конца жизни. Таким образом, в жизни одиночного животного,

например, белки, все же существует два периода, когда отдельные особи вынуждены тесно общаться друг с другом - во время образования кратковременных пар и в момент совместного существования выводка. В целом существование беличьей популяции определяется взаимным антагонизмом между особями. Этот антагонизм исчезает и в тех случаях, когда белки совершают вынужденные миграции в поисках корма.

Подобным же образом складываются отношения между половыми партнерами у большинства хищников относящихся к семействам куньих и кошачьих. Единственным исключением из всех кошек являются львы, живущие семейными группами - прайдами. Примером самого крупного одиночно живущего хищника средней полосы является бурый медведь.

В целом одиночный образ жизни вне сезона размножения характерен для достаточно большого количества видов млекопитающих. Среди птиц существует немало видов, которых можно назвать одиночными, или территориальными, на том основании, что в сезон размножения каждая пара живет изолированно, охраняя границы своей территории. Но в другие сезоны года применение к ним термина «одиночные», «территориальные» оказывается не вполне точным. Во-первых, к концу сезона размножения птицы практически перестают охранять территорию. В это время самец, самка и выводок молодняка представляют собой единую ячейку. Позже несколько выводков могут объединиться вместе, или же они распадаются, а их члены вновь случайным образом объединяются в стайки с себе подобными, которые, случайно перемешиваясь с другими такими же стайками, кочуют до начала следующего сезона размножения. Лишь у сравнительно немногих видов птиц, например таких, как зарянки, каменки и сорокопуты, отдельные особи вне сезона гнездования ведут строго одиночный образ жизни и охраняют границы своих индивидуальных участков.

В подавляющем большинстве случаев одиночные животные ведут оседлый образ жизни и занимают индивидуальные участки. На основе

активного поиска и взаимного перекрывания участков обитания формируются внутрипопуляционные группировки, в которых особи находятся в постоянных закономерных взаимоотношениях.

Изучение эффективности функционирования ассоциаций животных показывает, что коллективная жизнь имеет неоспоримые преимущества для выживания и процветания многих видов. Для некоторых видов жизнь в одиночку вообще невозможна. В природе встречаются животные, которые коллективно создают для себя нужную среду обитания. Примером может служить плодовая мушка дрозофила. Ее личинки могут развиваться только на рыхлой питательной среде – гниющих фруктах, овощах. Одиночная личинка не может подготовить для себя среду обитания, т.е. взрыхлить субстрат, на который отложены яйца. Это по силам скоплению личинок дрозофилы, поэтому одиночное яйцо, в какую бы питательную среду оно ни было отложено, обречено на гибель.

Жизнь животных в ассоциациях дает каждому из них следующие преимущества:

1. защита от хищников;
2. защита от неблагоприятных факторов среды (от ветра, жары, холода и др.);
3. облегчает поиск корма;
4. облегчает процесс воспроизводства;
5. создает комфортные условия поддержания гомеостаза – безопасный отдых и сон, экономия энергии и пластического материала для обеспечения основного и продуктивного обмена в организме особи и др.

В защите от хищников выигрывает стадо копытных. Во время пастьбы, одни животные выполняют дозорную функцию, пока другие щиплют траву, через некоторое время происходит смена «караула». В отсутствие опасности стадо имеет рыхлую структуру, отдельные особи держатся на достаточном удалении друг от друга. Это позволяет животным

расширить фронт кормления. При возникновении опасности дозорные животные подают сигнал (звуковые вибрации), и стадо преобразуется. Животные формируют плотное ядро, к которому хищнику трудно подобраться. Чем беззащитнее животное, тем оно испытывает большую потребность затеряться в группе. Чем монолитнее группа, тем меньший интерес она вызывает у хищника. Атака с его стороны последует в том случае, если какое-нибудь животное отделится от ядра. Опытный хищник не нападает на все стадо, а старается отбить от него, как правило, больное ослабленное или молодое животное. В этом случае хищник выполняет санитарную роль. В случае потери одной особи, стадо в целом не утрачивает жизнеспособности.

Охота на стадных животных отнимает у хищника много сил и энергии, а результативность ее довольно низкая. В 90% случаев коллективные животные тактически обыгрывают хищника. Часто при нападении хищника стадо делится пополам, и для первого встает проблема выбора, какую группу животных преследовать, что отнимает драгоценное время.

Часто отмечают случаи атаки мирными животными своих хищников. Например, орнитологи отмечают явление психологического подавления одиночного хищника группой мелких птиц, которое получило название мобинга. Так, группа ласточек из 3-5 особей, защищая свое гнездо, может напасть на ворону или ястреба. Стая опытных гусей может хорошо потрепать и прогнать со своей территории лису. Аналогично могут вести себя овцы при приближении к ним собаки или лисы; бизоны и зубры в случае приближения стаи волков; под напором буйволов, зебр, антилоп гну отступают львы.

Стадо может быть хорошей защитой отдельным ее членам и от неблагоприятных факторов – холода, ветра, жары. Например, в Антарктиде в период сильных морозов (до минус 60ºС) и ледяных ветров скопления пингвинов медленно перемещаются. Птицы с наветренной стороны скопления поочередно переходят на подветренную сторону, где от ветра и

холода их защищают тела сородичей. Хорошо приспособлены к суровым условиям сибирской зимы якутские аборигенные лошади. В холодную погоду они формируют плотное ядро, в центре которого беременные самки и молодняк. Внешние ряды животных кружат вокруг ядра, уходя с наветренной стороны на подветренную или в центр скопления. Дополнительно стадо становится защищенным от ветра еще и тем, что, кружа вокруг ядра, животные утаптывают и даже частично плавят снег. Таким образом, стадо оказывается в своеобразном снежном котловане, защищающем его от непогоды.

Групповой образ жизни животных имеет также и свои недостатки:

1. большие группы животных на ограниченной территории быстро истощают кормовую базу, поэтому они вынуждены мигрировать;
2. высокая концентрация животных способствует быстрому распространению инфекционных и инвазионных заболеваний при их вспышке, что зачастую приводит к массовой гибели животных;
3. стадный инстинкт тормозит индивидуальное психическое развитие особи на определенном этапе онтогенеза. Животное «живет» по принципу «как все, так и я», «куда все, туда и я», полагаясь на «правильные действия вожака». Следствием такого поведения может быть снижение адаптивных способностей каждой особи в отдельности, что ведет к ее гибели, например, при изоляции.

Перечисленные недостатки, однако, не умаляют всех тех преимуществ, которые получают животные, живущие в сообществах. Очевидно, что с эволюционной точки зрения групповой образ жизни выгоден для выживания вида в целом.

К. Лоренц, рассматривая различные типы социальных групп, разделил все сообщества животных на два основных класса:

1) анонимные – в них отсутствует сложная структура взаимоотношений между отдельными особями, они условно не знакомы друг с другом персонально. К ним относятся стаи рыб, перелетных птиц и др.
2) персонифицированные (индивидуализированные) – основаны на личных контактах, в которых возможно распределение ролей.

В настоящее время классификация сообществ построена на оценке прочности контактов и индивидуального узнавания друг друга отдельными особями (рис. 29).

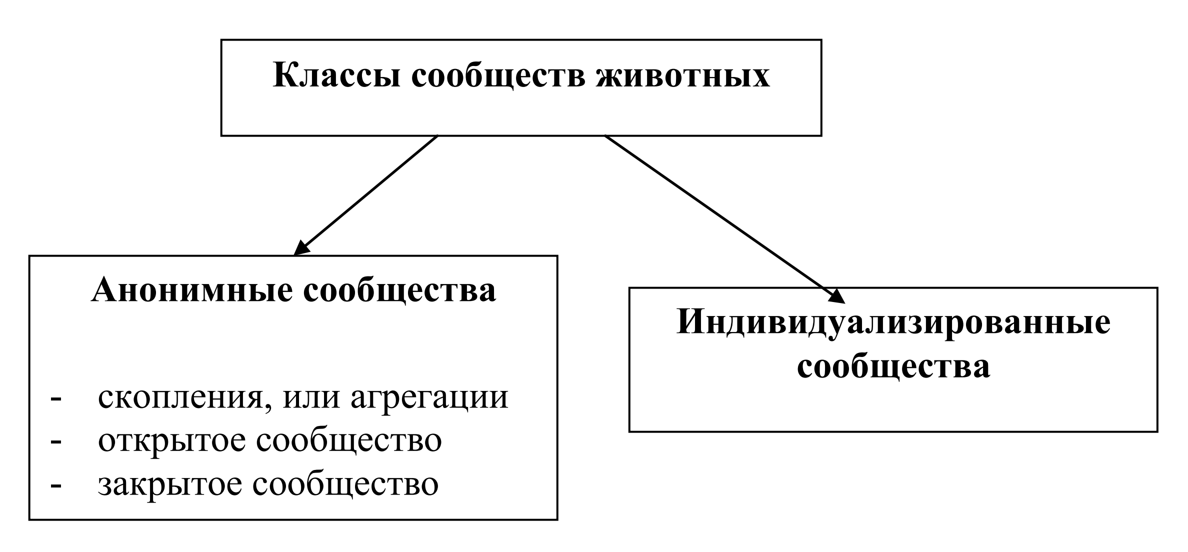


Рис. 29. Классификация сообществ.

Разработка классификации сообществ способствовала изучению основных факторов, лежащих в основе их организации, - общественного инстинкта и внутривидовой агрессии. Общественный инстинкт, определяющий образование сообщества любого типа, объединяет животных в группы, стада, стаи, колонии, касты, семьи и пары. Этологи установили, что у животных многих видов общественные отношения формируются в процессе онтогенеза при наличии по крайней мере двух основных условий: во-первых, врожденных механизмов, позволяющих устанавливать контакты с особями своего вида при помощи определенных сигналов; во-вторых, определенного чувствительного периода онтогенеза, когда происходит запечатление детьми вида родителей, которое будет определять характер общественных взаимодействий взрослых животных.

Как ни велико значение общественного инстинкта для установления внутривидовых контактов между животными, образование стабильных

общественных группировок невозможно без внутривидовой агрессии, которая оказывает разностороннее влияние на жизнь сообщества. Было выяснено, что агрессия обеспечивает, прежде всего, изоляцию отдельных групп животных в пределах одной популяции и препятствует перемешиванию стай животных одного вида при их встрече друг с другом (Куме У., 1955; Бабский Е.Б. и др., 1975). Наряду с этим агрессия оказывает влияние и на противоположный процесс - миграцию особей из одних сообществ в другие; она препятствует проникновению в сообщества чужих особей и ограничивает число производителей путем изгнания лишних самцов. При этом создается резерв мигрирующих особей, за счет которых в случае необходимости пополняется недостаток производителей в других популяциях и обеспечивается обмен генами между разными сообществами. Еще одной функцией внутривидовой агрессии является обеспечение дисперсии особей одной популяции в пространстве. Как показал К. Лоренц (1962), у рыб коралловых рифов агрессия и яркая «плакатная» окраска туловища отпугивают отдельных особей популяции друг от друга. Этим достигается их широкое распространение и использование максимального количества свободных экологических ниш.

Наконец, в функцию внутривидовой агрессии входит поддержание структуры индивидуализированных сообществ. Первые сведения об иерархической организации индивидуализированных сообществ были получены Т. Шелдеруппом-Эббе (1922). Он обнаружил, что в небольших совместно живущих в загонах группах кур формируется определенный «порядок клевания». При выяснении отношений птиц друг с другом постепенно выделяется одна, которая гоняет всех остальных. Ниже ее располагается птица второго ранга, которая доминирует над всеми, за исключением главной, доминантной особи и т.д., спускаясь до самого основания иерархии, где находится птица, которую гоняют все птицы группы. Иерархия вырабатывается при столкновении птиц, и на ранних этапах её установления происходит много драк. Вместе с тем, однажды

установившись, она оказывается в такой же степени иерархией подчинения, как и иерархией доминирования. Обычно при приближении более доминантной птицы подчиненные особи уступают ей без сопротивления. Предпосылкой стабильной иерархии является индивидуальное узнавание особей. Т. Шелдерупп-Эббе выяснил, что куры не могут существовать в больших группах, если они не узнают друг друга, то у них не прекращаются драки.

Агрессивное поведение и даже серьезные схватки наблюдаются и среди, казалось бы, миролюбивых дельфинов. Причиной является установление нового порядка отношений в сообществе, а также столкновения между самцами за право обладания самкой. При этом животные наносят друг другу большое количество ссадин и царапин, но они редко угрожают их жизни (Супин А.Я., 1983).

Впоследствии появилось большое количество работ, описывавших «ранговые» отношения в сообществах различных домашних и диких животных. Оказалось, что их характер и степень выражения значительно различаются у животных разных видов, пород и линий. Можно считать общим правилом, что иерархические отношения между животными устанавливаются в результате столкновений - драк или угрожающих демонстраций, причем последние не менее эффективны, чем первые. Изучение индивидуализированных сообществ с их ранговыми отношениями позволило сделать общий вывод: возникновение таковых возможно только у животных, обладающих достаточно высокоразвитой агрессивностью.

К. Лоренц (1965) считал, что индивидуализированные союзы возникли в процессе эволюции тех агрессивных животных, у которых объединение двух или большего числа особей имело биологическое значение для сохранения вида. Важнейший путь с помощью которого внутривидовая агрессия приводит к формированию индивидуализированных союзов, - ритуализация проявлений агрессии, т.е. замена прямых нападений угрозами.

Дж. Крук (1970) пришел к выводу, что в общественных отношениях приматов важную роль наряду с конкурентными отношениями играют также взаимопомощь и сотрудничество. Именно эти формы общественных отношений резко выделяют сообщества обезьян среди сообществ животных других видов, тогда как по характеру иерархических отношений, основанных на внутривидовой агрессии они ничем от них не отличаются. Развивая представление Ч. Дарвина о значении взаимопомощи для биологической адаптации вида, Крук выделил в ней две формы. Под «содействием» он понимал поведение группы животных, направленное на выполнение определенного преднамеренного действия, имеющего общую выгоду. Другой формой общественного взаимодействия он считал «сотрудничество» - распределение между членами сообщества отдельных фрагментов выполняемых действий. Обе эти формы общественных отношений известны у птиц и у некоторых видов млекопитающих, причем у приматов они развиты особенно хорошо. Исследования Дж. Крука, Э. Холла и Дж. Деворе (1965), Л. Вильсона (1971) и других показывают, что взаимопомощь — существенный фактор, обеспечивающий выживание и достижение определенных иерархических отношений у мартышковых обезьян.

Характеристика анонимных сообществ

Анонимные сообщества - это сообщества животных, в которых отсутствует сложная структура взаимоотношений между отдельными особями, другими словами, они не знакомы друг с другом персонально. Раньше считали, что анонимные сообщества характерны главным образом для низкоорганизованных групп животных, а с усложнением нервной системы происходит усложнение поведения и социальной организации. Наблюдения за животными показали, что это не совсем так. К анонимным сообществам также относятся перелетные стаи, скопления многих видов птиц на ночевках или животных разных видов у водопоев, хотя последние

могут состоять из более мелких групп, члены которых персонально знают друг друга.

В настоящее время ученые выделяют три типа анонимных сообществ:

- скопления, или агрегации;
- открытое сообщество;
- закрытое сообщество.

Утверждение, что в анонимном сообществе животные персонально не знакомы друг с другом в достаточной мере условно. У некоторых видов птиц, например лебедей, диких гусей и журавлей, семейные группы или супружеские пары держатся вместе и сохраняют личные связи и в перелетных стаях. Однако у большинства видов птиц во время перелетов и кочевок члены одной семьи, или брачные партнеры, перестают узнавать друг друга. Пара может снова объединится на период гнездования просто в силу сохранения птицами привязанности к определенной территории, поскольку и самец и самка каждый сам по себе прилетают на старое место.

Организация поведения в анонимном сообществе. Наряду с несомненными преимуществами, групповой образ жизни таит в себе и определенные «экологические опасности». Тесное скопление большого числа особей одного вида вызывает внутрипопуляционную конкуренцию, что биологически невыгодно для популяции в целом. Поэтому фактическая реализация преимущества группового образа жизни возможна лишь при определенных биологических условиях. Одним из важных условий является наличие достаточно устойчивых и обильных источников пищи. В силу этого групповой образ жизни чаще всего ведут животные, питающиеся массовыми видами корма: планктоном, травянистой растительностью, стайными видами рыб и т.п. Но даже и в этом случае образование многочисленных оседлых групп на сколько-нибудь длительное время практически невозможно. Эффективно уменьшить возможность возникновения пищевой конкуренции между отдельными особями в стаде или стае в подобном случае может только кочевой образ жизни. Однако в постоянно перемещающейся группе

скопление определенного числа особей на ограниченном пространстве может быть устойчивым и жизнеспособным лишь в том случае, если взаимное расположение и жизнедеятельность их имеют упорядоченный характер. Это достигается четкой регуляцией взаимного расположения особей в стае и хорошей синхронизацией действий всех составляющих группу животных. Наблюдения, эксперименты и построение математических моделей показывают, что взаимное расположение особей даже в наиболее просто организованных стаях рыб или птиц имеет адаптивный характер.

Так, например, внутристайные группы рыб и многих видов птиц, особенно крупных, например гусей или журавлей нередко имеют форму клина, или уступа. Такая форма способствует улучшению гидродинамических условий передвижения как стаи в целом, так и каждой особи в отдельности, что было бы невозможным при хаотическом расположении особей. Помимо аэродинамики полета такое построение, облегчает маневры. Характер построения стаи, в частности расстояние между соседними особями, не остается строго постоянным, поскольку форма и величина воздушных или водных завихрений зависят от скорости движения. Но при определенных условиях стая способна произвести быструю перестройку. Например, наблюдения за стаями скворцов показали, что, обнаружив хищника, большая (до 50 000 особей) стая скворцов уплотняется, выстраивается клином и бросается на него. Хищные птицы избегают приближаться к таким стаям, поскольку столкновение с ними нередко приводит к падению, а подчас и к гибели хищника.

Поддержание определенной пространственной структуры стаи обеспечивается системой специальных адаптаций. Стайным животным свойственен врожденный стереотип поведения, выражающийся в непрерывной ориентации на соседних особей. Этот механизм поддерживается рядом морфофизиологических признаков, как, например, наличие контрастных, бросающихся в глаза элементов окраски у животных

(птиц) с преимущественно зрительной ориентацией, различных форм локации, хорошо развитого обоняния.

У высших позвоночных животных (птицы, млекопитающие) большую роль во взаимной ориентации играет активная сигнализация, в частности звуковая. Постоянная подача звуковых сигналов обеспечивает им возможность не только сохранения постоянной связи и целостности стаи или стада, но и регуляции расстояния между особями, благодаря чему поддерживается адаптивность построения группы и синхронизация различных форм деятельности.

Стереотип поведения, связанный с поддержанием взаимной ориентации особей, направлен на постоянный обмен информацией внутри группы. Особи, утратившие информативные связи с группой, немедленно проявляют усиленную двигательную поисковую активность, которая снижается лишь при восстановлении контактов. В условиях сохранения информативных контактов возможна даже определенная степень свободы в поведении и передвижениях отдельных особей, не нарушающая деятельности всего стада в целом.

Поддержание стада или стаи как устойчивого целого требует не только упорядоченного пространственного размещения особей, но и определенной синхронизации их деятельности. В простейшем виде система взаимной ориентации животных дополняется отчетливо выраженными подражательными реакциям. В этом случае животные в стае ориентируются на группу ближайших соседей, с которыми находятся в непосредственном информативном контакте. На них же направлены и подражательные реакции.

Сигнал опасности воспринимается обычно крайними особями, а уже от них по цепочке передается остальным, при этом он довольно быстро прокатывается по стаду из конца в конец, представляя собой «волну возбуждения». Она представляет собой быстро перемещающуюся по скоплению животных зону, в которой они реагируют на действия соседей изменением своей позы. Собственно продвижение вперед у них очень

невелико. Как пишет Л.М. Баскин, распространение волны возбуждения легко наблюдать в отаре овец. Когда, например, овцы возвращаются вечером с пастбища, они надеются получить дома лакомую подкормку в виде ячменной муки или комбикорма. Однако это удовольствие достается им не ежедневно. Передние овцы подбегают к пустым кормушкам, и их разочарованное блеяние тотчас извещает об отсутствии корма. Этот «вопль» волной прокатывается по отаре и, спустя несколько секунд, задние овцы, еще не побывавшие у кормушки, уже оглашают воздух возмущенным криком.

Ихтиолог Д.В. Радаков, который является автором термина «волна возбуждения», описал также «волны движения» в стаях рыб, представляющие собой взаимно согласованные перемещения определенной группы особей внутри стаи. Удаляясь от раздражителя, волна движения постепенно теряет скорость. Одновременно внешние ее фланги (то есть направленные к периферии стаи) отклоняются по все более крутой кривой от радиального пути, так что фронт волны, в конце концов, описывает дугу и возвращается к тому раздражителю, который вызвал волну. Весь этот процесс занимал в опытах Д.В. Радакова 3-5 секунд.

Волны движения бывают затухающими и лавинообразными. Причины угасания различны: пассивность особей, которых волна встречает на своем пути; уплотнение стаи перед фронтом волны, что мешает дальнейшему движению рыбок; удаление от раздражителя; привыкание к нему, если он оказывается безразличным. Лавинообразные волны, возникнув, «не только не затухают, но даже увеличивают свою мощность. В конце концов они приводят всю стаю в движение (Баскин Л.М., 1971).

Агрегации, или скопления - это объединения животных, которые формируются под действием какого-то физического фактора среды (пищи, температуры и т.п.). Примером агрегации могут служить стайки головастиков в прогретых солнцем местах водоема. Скопления характерны для многих видов беспозвоночных. Из скопления животных часто возникает

стадо, поведение членов которого обычно взаимосвязано. Причиной скопления, как правило, бывает сходство их потребностей.

Особенно много животных собирается на участках, богатых пищей. Например, лососи, идущие на нерест, привлекают к себе всевозможных, как четвероногих, так и пернатых хищников. По обилию птиц и зверей на берегах рек можно безошибочно судить о наличии в реке проходных рыб. Большие скопления кабанов, медведей, оленей и птиц наблюдается во фруктовых лесах Кавказа, когда здесь поспевает урожай дикой яблони и груши. Не меньшее их число собирается в дубняках в годы обилия желудей. Много разнообразных животных скапливается в кедровых лесах при хорошем урожае шишек.

Однако возможен и иной путь образования скоплений, связанный со сходством реакций животных на факторы среды: рельеф, ветер, течение, влажность и т.п. Двигаясь в одном направлении, животные автоматически собираются близ перевалов, переправ через реки, в проливах и других подобных местах. Скопление животных в этом случае известный американский эколог В.К. Олли сравнил с возникновением «пробок» на автомобильных дорогах. Там, где шоссе широко и прямо, машины идут быстро и не мешают друг другу. Но на участке, где ведутся ремонтные работы, их скорость снижается, и они начинают накапливаться перед въездом на узкий участок. Хорошие примеры подобных скоплений дают перелетные птицы. Обходя моря, они собираются по их берегам и, пересекая горы, - у перевалов. По мнению орнитологов, некоторые острова служат как бы ориентирующими точками, по которым птицы проверяют правильность своих штурманских «расчетов». Здесь, словно у перекрестка, возникают огромные птичьи скопления. Часто, оказавшись в поле зрения друг друга, животные сближаются и дальше движутся вместе. Такое соседство помогает им ориентироваться, вовремя замечать врага, не опасаясь внезапного нападения, отдыхать, пока соседи бодрствуют. Множество представителей разнообразных видов скапливается у водоемов в засушливый период. Весьма

характерно, что в таких ситуациях у животных резко снижается агрессивность по отношению к друг другу. В саванне этот феномен получил название «водяное перемирие».

Образование скоплений животных, как показали исследования на многих грызунах, обезьянах, летучих мышах, овцах и других животных, ведет к снижению у них обмена веществ. Причем основную роль здесь играет не прямое влияние более благоприятного микроклимата в глубине стада, а рефлекторная реакция на присутствие особей своего вида. Уровень обмена снижается и у мыши, которая отделена от остальных стеклом, и у небольшой рыбки гольяна, который посажен в «стайную» воду, то есть туда, где раньше сидели другие представители того же вида. Неблагоприятные следствия скопления животных намного смягчаются их взаимопомощью. Так, в группе копытные быстрее раскапывают снег. В глубоко снежный период зимы в молодых сосняках и лиственных мелколесьях (с ивой, осиной, рябиной, можжевельником) собираются лоси. Многочисленные тропы помогают животным передвигаться. Охотники называют подобные места лосиными «стойлами». Точно такие же скопления на небольших участках образуют изюбри и кабаны (Баскин Л.М., 1971).

Анонимное сообщество открытого типа - это сообщества, члены которых не проявляют агрессии по отношению к вновь присоединившимся особям своего вида. К ним относятся, например, многие копытные, кенгуру, жирафы, которых привлекает вид сородичей, но они с равной легкостью присоединяются к данной группе, а затем покидают ее. Виды, образующие сообщества открытого типа, как правило, имеют сильно выраженный стадный инстинкт. Большое значение для его развития имеет запечатление особей своего вида. Внешний облик одного или группы животных своего вида запоминается как положительный фактор среды. Он становится возбудителем стадного инстинкта у молодого животного. Стадный рефлекс образуется и существует на основе врожденного оборонительного рефлекса.

Именно ощущение большей безопасности среди подобных себе подкрепляет до этого безразличный раздражитель - стадо, превращая его в условно-рефлекторный. Стадный рефлекс вырабатывается у всех животных данного вида и закрепляется на всю жизнь.

В отличие от случайных скоплений животных в экстремальных условиях, устойчивые стада и стаи характеризуются определенной упорядоченностью взаимного расположения и жизнедеятельности отдельных особей, входящих в их состав. Это условие определяет собой принципиальные особенности структуры популяций стадных животных и механизмов, поддерживающих эту структуру. Целостность такой группировки может быть обеспечена лишь при четкой регуляции взаимного расположения особей в стаде и высокой степени синхронизации действий всех составляющих группу животных. Как было сказано выше, эти условия обеспечиваются характером построения стаи и взаимным расположением особей, а также постоянной ориентацией на соседних особей. В относительно просто организованных стаях рыб и некоторых (особенно мелких) птиц особи, составляющие группу, практически равноценны по их экологическому значению для стаи в целом. Такой тип структуры называют эквипотенциальным. В этом случае животные в стае ориентируются на группу ближайших соседей, с которыми находятся в непосредственном информативном контакте.

Анонимное сообщество закрытого типа. В сообществах такого типа отсутствует персональное узнавание друг друга, однако уже намечается некоторая различная функциональность особей. Главным отличительным признаком, по которому его члены различают своих и чужих, является какой-либо признак, характерный для данной группы. Чаще всего этим признаком является характерный групповой запах, формирующийся под воздействием целого ряда обстоятельств. Групповой запах зависит прежде всего от индивидуальных особенностей животных группы, чаще всего

состоящих в тесном родстве, и, в связи с этим, имеющих биохимическое сходство. Большую роль в создании группового запаха играет микрофлора, характерная для животных данной группы. Перенос бактерий от особи к особи может осуществляться в процессе взаимодействия членов группы, т.е. при спаривании, кормлении молодняка, родах и т.д.

Сообщества закрытого типа характерны для многих грызунов, в частности крыс. Появление на участке обитания колонии крыс посторонней особи приводит к тому, что все взрослые члены колонии набрасываются на нее и, если она не успевает покинуть данную территорию, убивают. Единственный признак, по которому крысы отличают «своих» от «чужих», - это специфический для каждой колонии запах. Если крысу из колонии натереть подстилкой, взятой из другой колонии, она сейчас же будет убита сородичами, с которыми до этого жила в полном мире.

Анонимные сообщества закрытого типа фактически являются переходной формой к индивидуализированным сообществам, также в основном закрытым для посторонних особей.

Характеристика индивидуализированных сообществ

Стабильные замкнутые группировки, обитающие на одном месте или совершающие периодические кочевки, как правило, представляют собой сообщества с упорядоченной структурой взаимоотношений между особями. Такие сообщества называются «индивидуализированными» или «персонифицированными», т.к. каждый член сообщества знает всех остальных «персонально». Структура взаимоотношений животных в индивидуализированных сообществах основана на системе иерархии и ритуализации агрессии.

Сообщества подобного типа, с большей или меньшей сложностью взаимоотношений в них, характерны для множества видов. Сложные индивидуализированные сообщества имеют многие виды хищных млекопитающих, добывающие пищу коллективной охотой. Это, например,

гиены, львы, волки, гиеновые собаки и др. Основой таких группировок, как правило, служат семейные группы, к которым могут примыкать и неродственные животные. Ядром стаи обычно бывает группа достаточно опытных, немолодых животных, которые давно знают друг друга и находятся в «дружеских» отношениях. В подобных группах наблюдаются сложные иерархические отношения, но высшую ступень иерархии занимает вожак.

Примером может служить сообщество африканских слонов. Стадо из 40-50 голов обычно возглавляет старая самка – матриарх. Её потомство двух или даже трех поколений находится вблизи от нее – эта маленькая группа составляет ее семью. С семьей матриарха объединяются другие семьи. Молодые самцы сначала остаются со своими семьями, однако после полового созревания живут поодиночке, но обычно близко от других самцов, иногда объединяясь с ними. Они вступают в краткий контакт с группой, спариваются с самками в эструсе. В таких семейных группах слоны живут по 40-50 лет (Меннинг О., 1982).

Типичным для индивидуализированных сообществ является участие многих его членов в воспитании подрастающего молодняка, а также забота старших особей о целостности сообщества и безопасности его членов. Характерно для них и распределение ролей животных в группе. У таких высших позвоночных, как человекообразные обезьяны и дельфины, практически отсутствует агрессия по отношению к чужакам, и их сообщества приобретают некоторые черты, характерные для открытых групп. Степень многообразия и пластичности отношений в сообществе животных тесно связана с уровнем их психического развития. В сообществах высокоорганизованных животных взаимопомощь и сотрудничество играют более важную роль, чем агрессивность, связанная с поддержанием иерархической структуры.

Иерархия ролей и «разделение труда» в социальных группировках (по З.А. Зориной, И.И. Полетаевой, Ж.И. Резниковой, 2002). Усложнение схемы иерархического строения сообщества связано и с «распределением ролей»

(или «разделением труда») животных в группе. Оно описано у некоторых совместно охотящихся хищных рыб (тунца, макрели), а также у ряда видов млекопитающих, таких как бобры, львы, волки, гиены, гиеновые собаки, шакалы и др. Этот феномен представляет собой выполнение членами группы различных, но четко определенных по функции действий, например при охоте или охране территории. Возможность выполнения разных ролей в сообществе определяется у каждой особи сложнейшим сочетанием видовых, наследственных комплексов фиксированных действий и поведения, основанного на индивидуальном и социальном опыте. На «результирующей» влияния опыта и врожденных задатков и основана роль каждого индивида в сообществе.

В целом, «разделение труда» в сообществах животных делает их социальные отношения более сложными и многообразными. В разных ситуациях на первый план могут выходить особи, более способные к тому или иному виду деятельности. Такие отношения называют «ролевой иерархией».

Наблюдения за бобрами выявили интересное разделение труда существует в их сообществе. Обитающая в хатке группа животных выделяет «дежурных», которые по очереди следят за бобрятами. Они постоянно играют роль «спасателей», так как детеныши еще не очень хорошо плавают и, покидая хатку, могут не найти входа в нее, задохнуться в воде либо погибнуть на берегу. Бобры, работающие вне хатки, также выполняют разные функции, такие как снабжение бобрят пищей, охрана или строительство.

Существуют наблюдения, свидетельствующие о том, что у некоторых видов «разделение труда» включает в себя манипуляции поведением одних особей со стороны других. Наиболее известны, хотя и не полностью убедительны, знаменитые эксперименты К. Моуэра (1940). В камеру помещали несколько крыс, которые могли нажимать на рычаг для получения пищи, однако кормушка находилась в отдалении от него. Оказалось, что в такой ситуации на рычаг нажимали лишь немногие особи, обеспечивая

пищей всех остальных. Остается неясным, почему «работала» только часть животных, а другие вели «паразитический» образ жизни.

Другой, более убедительный пример «разделения труда» и «эксплуатации» в группе молодых шимпанзе описал Л.А. Фирсов (1977). Он провел свои наблюдения на озерном острове в Псковской обл., где молодые животные летом вели свободный образ жизни. На первом этапе эксперимента шимпанзе могли получить приманку из открывающегося ящика только в результате успешных действий партнера. Когда они усвоили этот навык, отношения между ними начали изменяться. Достаточно сбалансированные в начале эксперимента, они быстро переходили в фазу «беззастенчивой эксплуатации», когда большую часть заработанной приманки получали не «работники», а «наблюдатели». Прежняя картина отношений восстанавливалась лишь после энергичных столкновений. Несомненно, такое «разделение труда», особенно путем манипуляций поведением партнеров, требует известного социального опыта и гибкости поведения.

Сходные отношения складывались и в группе молодых ворон (в начале эксперимента их возраст составлял 2 месяца), которые обучались нажимать на рычаг для получения корма одновременно. И в этом случае доля пищедобывательных реакций, совершенных членами группы, с самого начала была различной, и это различие углублялось в процессе эксперимента. В конце концов, около 80% всех реакций совершала одна из птиц, получая при этом лишь 38% заработанных ею порций корма. Остальные 3 птицы получали в среднем по 20% всех подкреплений, даже если совершали не более 2% нажатий на рычаг. Существенно отметить, что взаимодействия между птицами были почти лишены признаков агрессивности, во всяком случае, ворона, нажимавшая на рычаг, не пыталась отгонять других членов группы от «заработанного» ею корма. Возможно, это происходило потому, что самыми активными «добытчиками» были низкоранговые особи (Зорина З.А., 1996).

Таким образом, в данной ситуации представители весьма разных групп позвоночных ведут себя довольно сходным образом. Изучение индивидуализированных сообществ животных дает много примеров крайне важной роли сотрудничества для успешной деятельности и выживания группы. Наиболее яркие из них - это совместная охота у многих крупных хищников, совместное сложное строительство и выращивание потомства у далеких друг от друга видов, например у бобров, голых землекопов и общественных насекомых - термитов, ос, пчел, муравьев.

О. Меннинг (1982) отмечает координацию действий членов группы у львов, гиен и гиеновых собак во время охоты. Их стратегия зачастую заключается в том, что одни особи гонят добычу к месту, где в засаде находятся другие. Известно также, что собаки по очереди преследуют антилопу до ее полного изнеможения.

А.Я. Супин (1983) так описывает охоту дельфинов на рыбий косяк. «Дельфины выстраиваются цепью, как загонщики, и, постепенно оттесняя рыбий косяк, загоняют его на мелководье, в узкую бухту или в другое место, где косяк лишен свободы маневра. Но дельфины не бросаются на рыбу все вместе. Строй загонщиков не разрушается, большинство дельфинов остается на своих местах, не позволяя косяку разбежаться, и то один, то другой из них врывается в стиснутый загонщиками косяк, без особого труда хватая одну рыбу за другой, а потом возвращается в строй загонщиков. Те, кто утолил голод, продолжают честно трудиться, а их успевшие уже потрудиться собратья получают возможность насытиться».

В приведенных примерах сотрудничество между членами сообщества составляет видоспецифическую черту их поведения, непременно характерную для всех особей. Наряду с этим сотрудничество может возникать как индивидуальное приспособление отдельных особей к конкретным условиям среды, которое не предусмотрено видовыми стереотипами поведения. Такой вид сотрудничества представляет особый

интерес для характеристики разумных компонентов в поведении животных (Крушинский Л.В., 1986).

Наиболее убедительные примеры этих высших форм кооперации обнаружены у человекообразных обезьян. Так, Дж. Гудолл (1992) приводит ряд примеров, когда шимпанзе оказывали помощь другим членам группы, которые могли и не быть их родственниками. Еще один пример - наблюдение Р. Футса за «говорящей» обезьяной Уошо, которая жила на островке, окруженном рвом с водой и изгородью с электрическим током. Однажды молодая самка Синди, решив навестить Уошо, каким-то образом преодолела эту изгородь, но упала в воду и начала тонуть. Увидев это, Уошо, держась за траву, вошла в воду и умудрилась схватить Синди за руку, когда та, может быть в последний раз, всплыла на поверхность. Следует подчеркнуть, что между обезьянами не было родственных отношений, да и познакомились они совсем незадолго до события. Разбирая этот и подобные довольно многочисленные примеры, Дж. Гудолл полагает, что отбор родичей может играть роль в формировании способности к взаимопомощи не только среди родственных, но также и посторонних друг другу особей.

О способности к сотрудничеству не только у приматов, но и других высокоорганизованных позвоночных свидетельствуют упомянутые выше данные о врановых птицах. Своеобразным экспериментальным доказательством ее существования могут служить также данные опытов Л.С. Бондарчука, описанные в работе Л.В. Крушинского и др. (1982), по одновременному обучению двух ворон в специальной камере, разделенной пополам прозрачной перегородкой. В каждой половине находилась педаль, при нажатии на которую появлялся корм, но это происходило только тогда, когда вороны нажимали на «свои» педали одновременно. Независимо от этого ворон научили открывать дверцы примыкавших к обоим отделениям камеры дополнительных клеток, где птицы видели кормушку с мясом. Каждый из навыков вырабатывался достаточно легко. Затем в главном

эксперименте одну из ворон запирали в клетку, так что вторая птица при нажатии на педаль корма не получала.

Оставшись в одиночестве, ворона, в конце концов, открывала клетку и выпускала партнера. Этот факт рассматривается как доказательство способности птиц к экстренной интеграции независимых навыков в новой ситуации, т.е. к одному из относительно простых видов рассудочной деятельности (Зорина З.А., 1997).

Анализируя проблему взаимопомощи и сотрудничества у высших позвоночных, Л.В. Крушинский (1986) приходит к выводу, что основным механизмом, обеспечивающим возможность таких взаимоотношений между членами сообщества, может быть только достаточно развитая рассудочная деятельность. Действительно, поведение Уошо в приведенном примере включает экстренную оценку новой, ранее никогда не имевшей места ситуации, способность поставить себя на место обезьяны, терпящей бедствие, и принять адекватное данной ситуации решение (Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И., 2002).

Общественные насекомые (по О. Меннингу, 1982). Среди насекомых есть виды с наиболее выраженным одиночным образом жизни. Это связано с тем, что у них отсутствует один из основных типов контактов — между родителями и потомством. Вследствие малой длительности жизни и сезонности размножения у многих насекомых родители погибают задолго до выхода потомства из личиночного состояния. Так, роющая оса имеет короткий период контакта с другой особью своего вида лишь при спаривании, все остальное время она живет одиночно.

Очевидно, для развития общественных отношений существенно важно увеличение длительности жизни, благодаря чему был бы возможен контакт между молодыми и старыми особями. Скопления таких насекомых, как тараканы или уховертки, включают в себя особей разных поколений. Длительность жизни таракана составляет год или более, три четверти времени которого приходится на период развития, когда насекомое

последовательно проходит ряд нимфальных стадий, становясь все более похожим на взрослое животное. В течение всего этого времени тараканы всех возрастов живут вместе в случайных скоплениях - в местах, обеспечивающих им укрытие и пищу. У некоторых тараканов инкубация яиц происходит в теле самки, и после рождения детеныши в течение нескольких часов остаются в контакте с ней. Такой контакт очень важен для выживания молоди не только потому, что в этот период они подвержены большой опасности каннибализма, но также и потому, что на поверхности тела матери они могут найти питательные вещества. Фактор питания играет важную роль у термитов (которые находятся в родстве с тараканами), поскольку при питании древесиной для переваривания клетчатки очень важен симбиоз с простейшими, живущими у них в кишечнике. Эти простейшие попадают к молодым насекомым, когда те поедают свежие экскременты взрослых, и только таким путем. Возможно, что этот существенный момент - перекрывание поколений - был одной из основ эволюции сложного общественного устройства термитов.

Истинные сообщества с организованной структурой обнаруживаются в двух отрядах насекомых - у термитов (Isoptera) и перепончатокрылых (Hymenoptera) - муравьев, пчел и ос. Уникальная особенность такого сообщества насекомых заключается в том, что, хотя оно и содержит тысячи особей, все они близко родственны друг другу и составляют, за малым исключением, единую семью. Размножается обычно только одна самка (матка, или царица), а все члены сообщества - ее дети - остаются стерильными. Живут они в общем гнезде, строят его, помогают матке производить на свет все большее число таких рабочих, как они, и иногда особей размножающихся каст.

Термин «каста» очень хорошо подходит для описания разделения труда в сообществах насекомых. Он означает, что особь, принадлежащая к данной касте, выполняет строго определенную ограниченную роль, определяемую способом выращивания. Наиболее важным фактором в определении кастовой

принадлежности, как установлено, оказывается пищевой рацион. У пчел, ос и термитов все яйца, откладываемые маткой, потенциально одинаковы, однако у большей части личинок рацион ограничен - из них развиваются рабочие особи. Существуют данные, показывающие, что при большой скорости откладки яиц маткой муравьев все яйца «ориентированы» на рабочих особей, которые получаются независимо от того, как питается личинка. Вместе с тем, хотя обычно все яйца у них имеют равные возможности, способные к размножению особи появляются только из личинок, получивших наиболее полноценный рацион. У термитов во всех кастах представлены и самцы, и самки (т.е. у них имеется самец-король, который пребывает с маткой-королевой и в течение периода откладки яиц спаривается с ней несколько раз), тогда как у перепончатокрылых все рабочие особи женского пола. Самцы (или у пчел - трутни) составляют отдельную касту. Они появляются на свет в то же время, что и новые матки из неоплодотворенных яиц.

У большинства общественных насекомых, за исключением медоносной пчелы, у которой колонии делятся путем роения, новые колонии основываются одной из маток или одной парой термитов. Они сами начинают постройку гнезда и выращивают первых рабочих особей. В дальнейшем последние берут на себя работу по расширению гнезда и снабжению пищей, а матка с этого момента обычно остается в гнезде и откладывает яйца. Молодые особи термитов, которые, как и у тараканов, постепенно проходят через ряд нимфальных стадий, могут с самого начала выполнять роль рабочих особей колонии. У перепончатокрылых беспомощные личинки нуждаются в защите и превращаются в рабочих особей только после метаморфоза.

Работа, выполняемая кастой рабочих, варьирует в деталях, однако в большинстве колоний она заключается в основном в фуражировке, выращивании молоди, постройке гнезда, уходе за маткой при ее передвижениях во время откладки яиц и защите колонии. У термитов и муравьев последняя функция - это единственная обязанность особой касты «солдат», имеющих увеличенные челюсти или другое вооружение. Менее

специализированные рабочие выполняют ряд других обязанностей, будучи в какой-то мере наиболее приспособленными к какой-нибудь одной работе. Иногда у шмелей из-за плохого питания в стадии личинки выводятся очень мелкие рабочие особи, которые в течение жизни стремятся остаться в гнезде и никогда его не покидают для фуражировки. В колониях медоносной пчелы обеспечение пищей отрегулировано в значительно большей степени. Здесь рабочие особи однотипны и выполняют все перечисленные выше работы. Разделение труда в улье основывается на возрасте рабочих особей, но для него характерна достаточная гибкость.

Период жизни взрослой пчелы составляет около 6 недель, и ее деятельность в определенной степени синхронизирована с ее физиологией. Так, первые три дня она проводит за чисткой ячеек, затем начинает кормить личинок смесью пыльцы и меда, который она берет в кладовых-ячейках улья. В этот период у нее развиваются фарингеальные железы. Они продуцируют так называемое маточное молочко, и с 6-го по 14-й день жизни рабочая пчела кормит этим молочком более молодых личинок и личинок маток. Маточное молочко получают все личинки в течение короткого периода на раннем этапе развития, однако те личинки, которым предстоит стать матками, развиваются в более крупных ячейках и получают маточное молочко все время. С десятого дня жизни начинают функционировать продуцирующие воск железы брюшка, а фарингеальные железы в этот период начинают редуцироваться. Рабочая пчела постепенно переходит от выкармливания личинок к постройке сот. Начиная с 18-дневного возраста, она иногда может вылетать из улья для короткого ориентировочного полета. В этом возрасте она охраняет вход в улей и обследует прилетающих пчел. Начиная с 21-го дня жизни и далее, рабочая пчела бывает в первую очередь фуражиром, принося нектар, пыльцу и воду, и обычно эти функции она выполняет до конца жизни - в течение 2-3 недель.

Такова обычная последовательность, однако в соответствии о нуждами колонии она может видоизменяться. Потребности колонии не

всегда одинаковы, они варьируют в зависимости от количества цветущих растений, температуры, возраста колонии и многих других факторов. Последовательность типов деятельности может изменяться благодаря существованию между членами колонии медоносной пчелы замечательной системы коммуникации.

Один из путей, с помощью которого особь узнает о нуждах колонии, - это осмотр ею улья. Рабочая пчела передвигается по улью, рассматривая пустые ячейки, зоны пищевых запасов, края сот, где происходит их перестройка, и участки, где развиваются личинки. Такой осмотр стимулирует ее к действию. Если имеется много недокормленных личинок, то у старой пчелы-фуражира могут регенерировать фарингеальные железы, и она снова начинает кормление. Если оказывается мало пищи, то молодые пчелы становятся фуражирами раньше времени.

Наиболее очевидным способом передачи информации о состоянии улья оказывается контакт между двумя пчелами. Отдыхающая пчела легко возбуждается при активности соседних рабочих пчел. На сотах происходят непрерывные контакты между пчелами, к прилетающим фуражирам приближаются другие пчелы и выпрашивают у них пищу. Пищу получают не только от фуражира, при встрече любых двух пчел одна из них может предложить или попросить пищу. При этом одна пчела вытягивает язычок и трется антенной вдоль антенны находящейся напротив нее пчелы, которая вслед за этим отрыгивает каплю нектара, удерживая ее мандибулами. Через одну-две секунды капля бывает выпита, и обе пчелы расстаются. Через несколько мгновений пчела, получившая пищу, может стать донором, если она в свою очередь предложит нектар или если у нее его попросит другая пчела.

Никсон и Риббандс дали шести пчелам-фуражирам - членам колонии, насчитывающей 24 600 пчел, небольшое количество сахарного сиропа, содержащего радиоактивный фосфор. Через 5 ч радиоактивность обнаружилась у 62% фуражиров и у 18% пчел, ухаживающих за

потомством. Через 29 ч радиоактивными были 76% фуражиров и 43% пчел в ячейках с личинками. Таким образом, в течение суток пища, собранная шестью фуражирами, была распределена между многими тысячами пчел.

Подобный интенсивный обмен пищей лежит в основе коммуникации всех сообществ насекомых. Каждая особь узнает о состоянии снабжения колонии пищей не только непосредственно при контакте, но и с помощью циркулирующих феромонов. Развитие рабочих особей у термитов контролируется феромонами, которые продуцируют размножающиеся особи. Точно так же пчелиная матка выделяет вещество, которое и подавляет развитие яичников у рабочих пчел, и препятствует тому, чтобы они выращивали новых маток. Матка всегда окружена рабочими пчелами, которые лижут ее тело, а затем предлагают пищу другим рабочим пчелам. Определенный уровень феромона должен постоянно поддерживаться, и если поступление феромона прекратилось, то его концентрация быстро падает ниже критического уровня. Эффективность непрерывного обмена пищей для циркуляции выделяемого маткой вещества подтверждается тем, что в случае гибели матки уже через час или два поведение некоторых пчел в зоне выращивания личинок резко изменяется. Они начинают постройку «срочной» ячейки для царицы, куда переносят одну из самых молодых личинок, которой при нормальном ходе событий предназначалось стать рабочей пчелой. Ее кормят маточным молочком в течение всего личиночного периода, и она превращается в новую матку.

Почти у всех общественных насекомых существует еще и коммуникация между фуражирами, сообщающими друг другу об источниках пищи. У муравьев и группы «нежалящих» пчел (Meliponinae) коммуникация осуществляется только химическим путем. Муравьи на пути от источника пищи к колонии оставляют пахучие следы, а «нежалящие» пчелы во время полета через интервалы в несколько ярдов спускаются и метят листья или землю веществом с запахом, выделяемым особыми мандибулярными

железами. Другие фуражиры по выделяемым пахучим меткам находят пищу очень легко.

Танец медоносной пчелы - наиболее замечательный пример коммуникации общественных насекомых по детальности передаваемой информации относительно расстояния до источника пищи, в котором он расположен. Один из важнейших факторов, действующих при танце, - это пристальное внимание, которое рабочие пчелы уделяют прибывающим фуражирам. Пчела-фуражир, двигаясь вверх по соту, контактирует с множеством пчел; при этом она может определить потребность колонии в пище по быстроте, с которой другие пчелы принимают предлагаемый ею нектар. Длительность танца пчелы-фуражира связана с обильностью обнаруженного ею источника пищи. Соответственно фуражиры, отдыхающие в улье, с большей вероятностью будут привлечены к более обильному источнику. Вместе с тем, если найденный источник пищи невелик, пчела-фуражир может совсем не исполнять танец; она останется в улье и будет привлечена танцем более удачливого фуражира.

Хотя у других общественных насекомых нет такой сложной системы коммуникации, как у медоносной пчелы, их фуражировка не бывает беспорядочной. Как говорилось, прибывающие фуражиры могут оставлять пахучие следы, а другие рабочие особи побуждаются к фуражировке сильно возбужденным поведением фуражира, обнаружившего богатый источник пищи. Таким путем общественные насекомые при фуражировке, действуя обычно группами, направляют свои усилия туда, где это наиболее выгодно.

Великолепная адаптивность колонии общественных насекомых, благодаря которой они способны контролировать внешние условия, основана на относительно простом наборе реакций, направленных на других особей колонии и на само гнездо. В пределах удивительных возможностей общественных насекомых организация их сообщества обладает гибкостью; пример тому - изменение нормальной последовательности и занятий рабочей пчелы в ответ на неожиданные потребности колонии. Однако характер

ответа, на который способно общественное насекомое, определяется врожденными факторами, присущими данному виду. Все медоносные пчелы реагируют одинаково, точно так же как это делают все муравьи одного вида и т.д. Эта видовая устойчивость организации сообщества очень характерна для насекомых и ни у каких других животных не выражена столь четко.

Вопросы для самоконтроля:

1. Что называют сообществом?
2. Какие типы сообществ Вы знаете?
3. От каких факторов зависит размер ассоциации животных?
4. Каких животных называют одиночными?
5. Какие преимущества дает жизнь животных в сообществах?
6. Какие недостатки имеет групповой образ жизни животных?
7. Назовите два основных класса сообществ животных по К. Лоренцу.
8. Какова роль агрессии в поддержании структуры сообщества?
9. Какой вид агрессии лежит в основе образования сообщества?
10. Что такое анонимное сообщество открытого типа?
11. Что такое анонимное сообщество закрытого типа?
12. Дайте характеристику индивидуализированного сообщества.
13. Что лежит в основе взаимоотношений в индивидуализированных сообществах?
14. Каковы особенности общественных отношений у насекомых?

Теребова Светлана Викторовна
Лапшин Лев Васильевич

ОСНОВЫ ЭТОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Художественный редактор Г.Ю. Гавриленко

Подписано в печать ___________2016 г. Формат 60х90. Бумага писчая

Печать RISOGRAPH. Уч.-изд.л.___________

Тираж______экз. Заказ________

ФГОУ ВО «Приморская государственная сельскохозяйственная академия»

692510 г. Уссурийск, пр. Блюхера, 44

Участок оперативной полиграфии ФГОУ ВО ПГСХА

692510 г. Усссурийск, ул. Раздольная, 8